FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. SECHSUNDZWANZIGSTER BAND

(DER GANZEN REIHE 126. BAND)

ERSTES HEFT

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 48 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlaß von Prof. N. Ma

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1931

Flora. N. F. Band 26	Heft 1	S. 1—114, Jena, 17. 12. 1931

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
KAULE, ALBERT, Die Cephalodien der Flechten. Mit 16 Abbildungen im Text	1—44
CARL, H., Morphologische Studien an Chiastocaulon Carl, einer neuen Lebermoosgattung. Mit 7 Abbildungen im Text	45—60
PRINGSHEIM, ERNST, G., Lageveränderungen an Blättern nach Symmetriestörungen. Mit 21 Abbildungen im Text	61—110
LIEBIG, HANNA, Über die Funktion der Ligula von Isoëtes lacustre L. Mit 4 Abbildungen im Text	111—114

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Goethes morphologische Arbeiten
und die neuere Forschung

Von

Valentin Haecker

Dr. rer. nat., Dr. med. h. c., Professor der Zoologie in Halle a. S.

Mit 28 Abbildungen im Text

VI, 98 S. gr. 8° 1927 Rmk 5.—

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Geschichte der botanischen Studien Goethes. 2. Zwischenkiefer. Erstes Auftauchen der Typus-Idee. 3. Wirbeltheorie des Schädels. 4. Der osteologische Typus. 5. Goethe als Physiologe. 6. Urpflanze und Metamorphose der Pflanzen. 7. Goethes botanisch-entwicklungsphysiologische Gedanken. 8. Die Spiraltendenz der Pflanzen. 9. Goethe als Vorläufer Darwins. — Autoren- und Sachregister.

Tropenstipendium
für reichsdeutsche Botaniker.

Das Tropenstipendium für 1932 im Betrage von 6000 Reichsmark ist für eine Forschungsreise (nicht aber eine Sammelreise) nach den Tropen bestimmt. In den Gesuchen um Verleihung des Stipendiums sind nähere Angaben über Ziel und Dauer der Reise, sowie über die zu lösenden Aufgaben zu machen, wobei Fragen der allgemeinen Botanik in erster Linie in Betracht kommen.

Bewerbungsgesuche sind bis spätestens 1. Februar 1932 an den Unterzeichneten einzusenden. Früher eingegangene, bis jetzt nicht berücksichtigte Bewerbungen können nur dann als für 1932 gültig betrachtet werden, wenn sie erneuert werden.

Berlin-Wilmersdorf,
Berliner Straße 66.

G. Haberlandt.

405
579
Nachlass von Prof. N. Mal

Die Cephalodien der Flec

Von **Albert Kaule**, Coburg.

Mit 16 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite		Seite
Einleitung	1	Was ist Dendriscocaulon Nyl.?	29
Peltidea	4	Krustenflechten	33
Solorina	9	Strauchflechten	36
Nephroma	17	Zusammenfassung und Ausblick	38
Lobaria	21	Literaturverzeichnis	60

Einleitung.

Die Bezeichnung „Cephalodium“ wurde von Acharius (1803, S. 19) geprägt, er verstand damals darunter Bildungen, die später teils als Apothezien, teils als Flechtenparasiten erkannt wurden. 1810 (S. 517) bezieht Acharius den Namen „Cephalodium“ schon auf Gebilde, die ihn heute noch zu Recht führen: Die Cephalodien von Peltidea aphthosa. Im Laufe des 19. Jahrhunderts haben sich die meisten Lichenologen gelegentlich mit den Cephalodien befaßt oder diese wenigstens erwähnt, so Flörke (1819), Th. Fries (1866), Nylander (1866, 1868, 1869), Schwendener (1869), Bornet (1873), Winter (1877), Babikoff (1878), Reinke (1895), Schneider (1897). Auf die Geschichte der Cephalodienforschung ausführlicher hier einzugehen, erübrigt sich, da Forssell (1883, S. 6ff.) sie bereits im Zusammenhang dargestellt hat. In dieser schwedischen Arbeit[1]) gibt Forssell auch die erste genaue Definition der Cephalodien. Er bezeichnet so Anhäufungen von Blaualgen, die in das Hyphengewebe von Grünalgenflechten eingebettet sind. Gilt diese Definition auch heute noch bzw. ist sie bis heute unangefochten geblieben? Letzteres ist nicht der Fall. Hue beschrieb mehrmals von der obigen Definition abweichende Cephalodien. Seine Schilderung (1900, S. 101)

1) Kürzere deutsche Zusammenfassung: Flora 1884.

von Blaualgencephalodien auf einer (angeblichen) Blaualgenflechte (Peltigera nigripunctata Bitter) hat sich nicht bestätigt, da Bitter (1909, S. 187) im Thallus dieser Flechte Grünalgen nachwies. 1904 beschrieb Hue bei zwei Parmelia-Arten Cephalodien mit Grünalgen (aber anderen, als im Thallus vorhanden waren). Jedoch schreibt Hue in seinem Referat im Bot. Zentralblatt (1905)[1]), daß er in diesen Cephalodien Urococcus immer zusammen mit Scytonema antraf, und Gloeocystis zusammen mit Scytonema oder auch allein. Daraus ist nicht zu schließen, daß keine Blaualgen zur Cephalodienbildung nötig waren. Im letzteren Falle könnte die Blaualge durch irgendwelche Vorgänge verdrängt worden sein, es wäre das vor endgültigem Schluß erst festzustellen. Jedenfalls liegt die Erklärung nahe, daß die Cephalodien durch die Scytonema hervorgerufen wurden. Eine andere Frage ist es natürlich, warum hier — abweichend vom gewöhnlichen Verhalten — noch Grünalgen im Cephalodium vorhanden waren. Vielleicht wird der Fall verständlicher, wenn man darauf hinweist, daß nach Bornet (1873, S. 89) in einigen Blaualgenflechten gelegentlich auch Grünalgen vorkommen. — Hue (1910b, S. 3) erwähnte ferner bei zehn Aspicilia-Arten Grünalgencephalodien. Jedoch ist es infolge der bei Krustenflechten ineinanderfließenden und nie scharf zu erfassenden Verhältnisse nicht ganz unbedenklich, diese Gebilde ohne weiteres den Cephalodien zuzuzählen und damit deren oben genannte Definition umzustoßen, solange diese Bildungen nicht genauer — besonders ihrer Entstehung nach — untersucht und ähnliche bei höheren Flechten nachgewiesen sind. Leider konnte ich diese Parmelien und Aspicilien nicht untersuchen. — Was schließlich die sogenannten „autosymbiontischen Cephalodien" bei Peltigera lepidophora Nyl. (Bitter, 1904) betrifft, die dieselben Blaualgen wie der Thallus enthalten sollten, so sind diese längst von Linkola (1913) als Isidien endogenen Ursprungs erkannt worden.

Betreffs der Verbreitung der Cephalodien (Forssell, 1883, S. 79; 1884, S. 5; Smith, 1921, S. 135) und der verschiedenen Algenarten in den Cephalodien (Forssell, 1883, S. 92; 1884, S. 43; Smith, 1921, S. 136) soll nur auf die einschlägige Literatur verwiesen werden. Bei Forssell (1883, S. 88; 1884, S. 40) finden wir eine Einteilung der Cephalodien in Gruppen, die auf Nylander fußt. Nylander (1868) gliederte sie in epigene und hypogene Cephalodien, (je nachdem, ob sie auf der Ober- oder Unterseite des Thallus entstehen), und stellte ihnen als dritte Gruppe die „endogenen" zur Seite (vgl. auch Nyl., 1877, S. 357). Doch sind auch die letzteren immer außen am Thallus ent-

1) Die Originalarbeit war mir nicht zugänglich.

standen und zu einer der beiden ersten Gruppen zu zählen. Schneider (1897, S. 56) bezeichnete die im Innern des Thallus befindlichen Cephalodien als endotroph und stellte sie den äußeren oder ektotrophen gegenüber. Auch Moreau (1921b) unterscheidet Oberflächen- und Innencephalodien.

Welche Bedeutung haben nun diese eigentümlichen Bildungen für die Flechten, bei denen sie vorkommen? Solange man die Gonidien noch für Flechtenorgane hielt, die aus den Pilzhyphen entstanden sein sollten, betrachtete man natürlich auch die Cephalodien als Flechtenorgane, wie es denn auch Nylander (vgl. 1869, S. 68) immer tat. Aber auch später — als die Algennatur der Flechtengonidien längst erkannt war — zerbrach man sich noch den Kopf darüber, welche Aufgabe diese Organe zu erfüllen hätten. Dabei ist man gelegentlich zu merkwürdigen Ergebnissen gelangt. So meinte Zukal (zit. bei Fünfstück, S. 26), daß die Flechte Wasser in erster Linie in den Gonidien speichere. Besonders gut eigneten sich hierfür — seiner Meinung nach — die stark quellbaren Membranen der Blaualgen. Demnach wären die Cephalodien als Wasserspeicherorgane zu betrachten! — Eine andere Erklärung versucht Forssell (1883, S. 100; 1884, S. 62) auf Grund von Engelmanns Untersuchungen über die Assimilation: Da die assimilatorische Wirkung am stärksten bei den Lichtwellen wäre, die die Komplementärfarbe zur Zellfarbe bildeten, so könnten Flechten mit Grün- und Blaualgen einen viel größeren Bereich des Spektrums zur Assimilation ausnützen. — Hingegen wurden die Cephalodien von anderen Forschern, z. B. Th. Fries (1866), Schwendener (1869, S. 17), Winter (1877, S. 199), Reinke (1895, S. 117), Massalongo (zit. bei Fünfstück, S. 19) als krankhafte Wucherungen, verursacht durch eine parasitierende Alge, angesehen. Reinke läßt dabei allerdings die Möglichkeit offen, daß die Cephalodien (wenigstens bei Stereocaulon) durch Abgabe von Assimilaten doch für die Gesamtpflanze von Nutzen sein könnten. Lundström (1887, S. 71) nennt die Cephalodien Phycocecidien und vermutet eine antagonistische Symbiose zwischen ihnen und dem Thallus der Flechte.

Auch in neuerer Zeit wurde die Frage nach der Bedeutung der Cephalodien mehrfach aufgenommen. Elfing (1913, S. 42) betrachtet die Cephalodien als organische Bestandteile des Flechtenthallus, da er mit seiner Auffassung der Flechtengonidien in die Zeit vor Schwendener zurückgreift. — F. und M^me^ Moreau hingegen (1915, 1919, 1920, 1921, 1928) halten die Cephalodien (ebenso wie den ganzen Flechtenkörper überhaupt) als gallenartige Produkte einer Infektion von

Pilzhyphen durch Algen. — Goebel (1926, S. 73) bezeichnet die Cephalodien auf Grund anatomischer Untersuchungen als Haustorialgallen, die durch eine Art Haustorien mit dem Thallus in Verbindung stehen und wahrscheinlich schmarotzend auf dessen Kosten leben. Bei den oberständigen Cephalodien von Peltidea aphthosa beobachtet er nach unten in den Thallus vordringende und diesen zerstörende Hyphen, und auch bei den endotrophen Cephalodien von Solorina saccata hat er Hyphen gesehen, die aus dem Cephalodium in Grünalgenzone und Rinde des Thallus eindrangen. — Diese Beobachtungen Goebels glaubt Darbishire (1927) nicht bestätigen zu können (wobei er sich allerdings auf P. aphtosa beschränkt). Er sieht keine gegen den Thallus vordringenden Hyphen, eine Verbindung zwischen Cephalodium und Thallus wird nach ihm nur dadurch hergestellt, daß unterhalb des Cephalodienrandes Thallusrindenzellen nach oben auswachsen und so zur Vergrößerung des Cephalodiums beitragen. Das Loch im Thallus unterhalb des Cephalodiums führt er ebenso wie Elfing (1913, S. 42) auf mechanische Ursachen zurück, in der Annahme, daß das Cephalodium rascher in die Breite wüchse als der Thallus selbst und so diesen auseinanderrisse. Das Verschwinden der Grünalgen unter dem Cephalodium schreibt er dem Lichtmangel zu. Darbishire betrachtet das Cephalodium als ein Flechtenorgan; als dessen Aufgabe vermutet er die Assimilation freien Stickstoffs. — Goebel dagegen hält in einer Erwiderung (1928, S. 207) auf die Arbeit Darbishires seine Behauptungen aufrecht und glaubt, daß der Arbeitsmethode Darbishires (dieser hatte nur Mikrotomschnitte untersucht) die Schuld am Nichtauffinden jener sogenannten „Saughyphen" beizumessen sei.

Um die Beantwortung der Frage auf eine breitere Grundlage zu stellen, soll im folgenden das Verhältnis der Cephalodien zum Mutterthallus bei den einzelnen Gattungen und Arten angesehen werden.

Peltidea (Ach.) Nyl.

Untersuchtes Material:

P. aphthosa (L.) Hoffm.:

A. Frisches Material von mehreren Stellen der bayerischen Alpen.
B. Dolomiten (Schlerngebiet), leg. Th. Haas.

P. venosa (L.) Hoffm.:

Münchener Staatsherbar (aus verschiedenen Gegenden).

P. Timkoi Gyelnik:

Karpathen, leg. Gyelnik.

Die (bis 1 mm und mehr) großen schwarzen Cephalodien der in unseren Gebirgsgegenden häufigen P. aphthosa sind eine so auffällige Erscheinung, daß sie am meisten von allen derartigen Bildungen die Aufmerksamkeit auf sich gezogen haben und untersucht worden sind. Sie sind ja auch die ersten, die als Cephalodien bezeichnet wurden (wie eingangs erwähnt). Ihre Entwicklung ist von Babikoff (1878) klargelegt worden. Wenn die Blaualgen — Nostoc punctiforme (Kütz) Hariot nach Linkola (1920) — auf junge Thallusteile gelangen, veranlassen sie die dort befindlichen haarartigen Gebilde zum Auswachsen: Es entsteht ein Cephalodium. Dieses besitzt außen eine pseudoparenchymatische Rinde; die Nostockolonien im Innern werden von feinen Hyphen durchsetzt und durch dickere Hyphenstränge in größere Gruppen geteilt. Ältere Cephalodien liegen nur mehr mit ihrem Rand dem unveränderten Thallus auf, in der Mitte ist ein Loch im Thallus entstanden, erfüllt von einem lockeren Gewebe.

Fig. 1. Peltidea aphthosa. B = Blaualgen. CR = Cephalodienrinde. G = Grünalgen. M = Mark. R = Thallusrinde. Erklärung im Text.

Die beiden gegensätzlichen Ansichten über die Bedeutung dieser Cephalodien — vertreten durch Goebel (1926, 1928) einerseits, Elfing (1913) und Darbishire (1927) andererseits — habe ich bereits in der Einleitung erwähnt[1]). Ich untersuchte sowohl Hand- wie auch verhältnismäßig dicke (10—15 μ) Mikrotomschnitte; letztere behandelte ich nach dem Herauslösen des Paraffins ebenfalls wie Handschnitte[2]). Hierbei konnte ich die von Goebel angegebenen, in den Thallus eindringenden Cephalodienhyphen feststellen. Fig. 1 gibt einen Ausschnitt von der Grenze zwischen Cephalodium und Thallus. Meist nehmen diese Hyphen ihren Ursprung am unteren Rand des Cephalodiums,

1) Eine ganz eigene Anschauung vertritt Schneider (1897, S. 56). Nach ihm sollen die Cephalodien durch Soredien einer anderen Flechte entstehen, also fremde Hyphen besitzen. Trotzdem glaubt er, daß die Cephalodien im Dienste des Thallus stehen. Die Veränderungen im Thallus sollen ihre Ursache in der Übertragung der Assimilationsfunktion auf das Cephalodium haben, und der Thallus soll Haustorien an das Cephalodium anlegen.

2) Dünne aufgeklebte Mikrotomschnitte eignen sich weniger gut zur Untersuchung infolge des gewundenen Hyphenverlaufs.

nicht so tief im Innern wie aus der Abbildung (Taf. IV, Fig. 17) bei Goebel (1926) hervorgeht. Nur dort, wo das Cephalodium von senkrecht verlaufenden Hyphensträngen durchsetzt ist, kann man jene Hyphen auch weiter ins Innere verfolgen.

Besonders interessant waren manche Cephalodien entwickelt auf dem Material, daß zu Eingang dieses Abschnitts unter B. angeführt wurde. Bei Schnitten durch ungewöhnlich große Cephalodien sah man nur den oberen Teil des Cephalodiums von Blaualgen erfüllt, während die untere Hälfte (bis zwei Drittel) scheinbar von Algen ganz frei war (vgl. Fig. 2, welche die Photographie eines Handschnittes darstellt). Der Raum unter dem Cephalodium war von einem Geflecht brauner Hyphen erfüllt, wie es der Unterseite der Flechte, besonders den Adern eigen ist. Kurz, es ergab sich ein Bild, das ganz mit der Zeichnung von Forssell (1883, Taf. I, Fig. 5, die auch von Fünfstück, 1926, S. 19, übernommen wurde) übereinstimmte. Auch die übrigen Angaben Forssells (1883, S. 39) bestärkten mich in der Ansicht, hier die gleiche Art von Cephalodien vor mir zu haben wie damals Forssell. Dieser hatte behauptet, daß das betreffende Cephalodium sich ohne Zweifel aus einem normalen, vollständig mit Algen erfüllten Cephalodium entwickelt hätte, indem die Algen im unteren Teile verschwunden wären. Diese Ansicht fand ich bestätigt: Bei einer Färbung (z. B. mit Neutralrot) zeigte sich, daß die im ungefärbten Zustand algenfrei erscheinenden Teile mit den Membranen abgestorbener Algen erfüllt waren. — Forssell (a. a. O.) bemerkt zu dieser Art von Cephalodien (aus dem Schwedischen übersetzt): „Die von der unteren Seite ausgehenden Hyphen waren dunkel und durchdrangen das Rindenlager der Flechte und allmählich auch Gonidial- und Markzone. Die Gonidien im Thallus starben bald ab, und allmählich wurden auch das Marklager ganz und gar verdrängt von den von der Cephalodienbasis ausgehenden dunklen Hyphen.“ Diese letzte Angabe scheint mir nicht ganz begründet. Das dunkle Hyphengeflecht unter dem Cephalodium

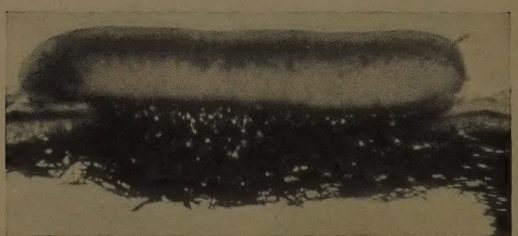

Fig. 2. Peltidea aphthosa. Cephalodium. Photographie eines Handschnittes. Vergr. 35 ×. Erklärung im Text.

nimmt wohl nur zum kleineren Teil seinen Ursprung an der Cephalodienbasis, zum größeren Teile entsteht es durch vermehrtes Wachstum der Markhyphen nach Zerstörung der Thallusrinde nnd Gonidienschicht. Besonders die Tatsache, daß letztere außer Funktion gesetzt wurde[1]), scheint mir ein Hauptgrund für das regellose und ungehemmte Wachstum der Hyphen zu sein. — Forssell betrachtete diese Cephalodien als eine Art Peltigera-Thallus, der sich auf dem Peltidea-Thallus entwickelt hätte; er glaubte eine große Ähnlichkeit zwischen dem Cephalodium und einer Peltigera-Flechte feststellen zu können. Wenn das der Fall wäre, könnte man dieses Entwicklungsstadium als einen ersten Schritt zum Selbständigwerden des Cephalodiums ansehen. Dagegen spricht aber, daß es nicht gelungen ist, abgetrennte Cephalodien am Leben zu erhalten (Goebel, 1926, S. 78), auch ist in der freien Natur nie eine Ablösen und Weiterleben eines Cephalodiums festgestellt worden. Das von Forssell (und mir) beobachtete Cephalodium dürfte anders aufzufassen sein. Die Ähnlichkeit mit einer Peltigera ist nur oberflächlich. Im Mark der Peltigera ist die Hyphenrichtung hauptsächlich horizontal, im Cephalodium aber vertikal (was auch in Forssells Zeichnung zum Ausdruck kommt). Ferner trägt auch die untere Rinde des Cephalodiums (die ebenfalls von Forssell gezeichnet wurde) nicht zu einer solchen Ähnlichkeit bei. Die in Frage stehenden Cephalodien befinden sich offenbar in einem Zustand der Degeneration, des Absterbens. Dabei ist besonders zu beachten, daß am Rand des Cephalodiums, d. h. dort wo dieses mit dem unzerstörten Thallus in Verbindung steht, die lebenden Blaualgen bis zur Basis des Cephalodiums herabreichen. Mir scheint folgende Erklärung diesen Tatsachen am meisten gerecht zu werden: Das Cephalodium bezieht lebensnotwendige Stoffe aus dem (lebenden) Peltidea-Thallus, wobei es diesen schädigt. Mit der Zeit wächst das Cephalodium stark in die Breite und bringt den darunterliegenden Thallus zum Absterben (auch das braune Hyphengewebe, von dem Forssell spricht, ist nicht mehr lebend). So bekommt das Cephalodium — besonders in der Mitte — nicht mehr genügend Nährstoffe und stirbt auch selbst ab, da die Blaualge allein nicht imstande ist, mit den Hyphen von P. aphthosa eine lebensfähige Gemeinschaft zu bilden (vgl. Goebel, 1926, S. 81). Wenn Darbishire darauf hinweist (1927), daß nur am Rand des Cephalodiums eine feste Verbindung zwischen diesem und dem Thallus vorhanden ist, so ist das leicht verständlich, denn nur dort befindet sich

1) Die Gonidien besitzen ja nach Moreau (1919) formbestimmende Bedeutung.

noch lebender Thallus und besonders lebende Grünalgen, nur dort ist die Ernährung des Cephalodiums sichergestellt. In der Mitte ist ja nur ein abgestorbenes Hyphengeflecht vorhanden. Dieses aber kann nicht nur aus ausgewachsenen Thallusrindenzellen bestehen. An seiner Bildung ist sicher auch die Markschicht des Thallus durch Verbreiterung nach oben beteiligt, und ferner Hyphen, die vom Cephalodium rhizoidartig nach unten wachsen. Ein Auswachsen von Thallusrindenzellen kann auch stattfinden, doch nicht in dem Maße, daß dadurch das ganze Wachstum des Cephalodiums bestritten würde (wie Darbishire angibt). Dieses Auswachsen scheint vielmehr eine Folge der Auflockerung der Thallusrinde zu sein, welche durch die Cephalodienhyphen bewirkt wird. Die Entstehung des Loches im Thallus kann nicht auf mechanische Ursachen (Auseinanderreißen, s. Einleitung, S. 4) zurückzuführen sein. Man kann oft beobachten, daß der obere Teil der Rinde in Auflösung befindlich, der untere aber noch unversehrt ist. Erst wenn die Rinde in ihrer ganzen Dicke angegriffen ist, sterben allmählich die Grünalgen ab. Ihr Verschwinden ist nicht die Folge eines Lichtmangels. Durch sechswöchentliches Bedecken mit schwarzen, über 1 mm breiten Papierstreifen wurden die Grünalgen bei meinen Versuchen nicht zum Absterben gebracht, während schon viel kleinere Cephalodien die Grünalgen schädigen. Ihr Tod dürfte mit dem Stoffwechsel des Cephalodiums im Zusammenhang stehen; sei es, daß sie durch direkte Ausscheidungen der Cephalodienhyphen getötet werden; sei es, daß sie aus Nahrungsmangel zugrunde gehen, weil das Cephalodium alles an sich reißt[1]).

Auch die übrigen Peltidea-Arten sind mit Cephalodien versehen. Bei P. venosa sind es nur locker mit dem Thallus verbundene Anhängsel auf der Unterseite[2]), wo ja der Thallus keine Rinde ausbildet. Doch kommen ausnahmsweise auch Cephalodien auf der Oberseite vor[3]), wie umgekehrt in seltenen Fällen bei P. aphthosa Cephalodien auf der Unterseite sich bilden sollen[4]). Bitter (1909) gibt an, daß die Thallus-

1) Es sei noch darauf hingewiesen, daß die Zellen der Cephalodienhyphen (s. Körber, 1855, S. 58; vgl. auch Moreau, 1919, Taf. 12, Fig. 3) ebenso wie die Zellen der in den Thallus eindringenden Hyphen (s. Moreau, 1919, S. 107 und Taf. 12, Fig. 4, der diese Hyphen allerdings für umgewandelte Thallusrindenzellen hält) oft einen doppelten Kern aufweisen, während die Thallusrindenzellen selbst nur einen einfachen Kern besitzen (vgl. Moreau, 1919, Taf. I, Fig. 3 u. 4). Die Markzellen von Peltidea haben meist ebenfalls zwei Kerne (Moreau, 1919, S. 58).

2) Vgl. Forssell, 1883, S. 40; Nylander, 1866; Moreau, 1919, S. 105.

3) s. Forssell, 1883, S. 41; Bitter, 1909, S. 193 u. Taf. 9, Fig. 12.

4) s. Forssell, 1883, S. 39; Bitter, 1909, S. 194.

Neue botanische Veröffentlichungen

aus dem

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lehrbuch der Botanik

für Hochschulen

Begründet 1894

von

Eduard Strasburger, Fritz Noll
Heinrich Schenck, A. F. Wilhelm Schimper

Achtzehnte, umgearbeitete Auflage

bearbeitet

von

Dr. Hans Fitting
o. Professor an der Universität Bonn

Dr. Hermann Sierp
o. Professor an der Universität Köln

Dr. Richard Harder
o. Professor an der Techn. Hochschule Stuttgart

Dr. Georg Karsten
o. Professor an der Universität Halle-Wittenberg

Mit 874 zum Teil farbigen Abbildungen im Text

X, 640 S. gr. 8° 1931 Rmk 18.—, geb. 20.—

In den 36 Jahren seines Bestehens hat dieses Buch durchschnittlich jedes zweite Jahr eine neue Auflage erlebt.

Jede neue Auflage hat eine mehr oder weniger durchgreifende Umarbeitung entsprechend den jeweiligen neuen Errungenschaften der Wissenschaft erfahren. Das gilt auch für diese 18. Auflage, in der zugleich die Abbildungen und Übersichtsschemata noch weiter vermehrt, dafür früher doppelt gebrachte Figuren nur einmal abgebildet, die farbigen vielfach neu hergestellt und in der Farbengebung wesentlich verbessert worden sind. Ferner ist in dieser Auflage das mit der Zeit allzusehr angeschwollene Literaturverzeichnis vereinfacht und dadurch zugleich übersichtlicher gestaltet worden; die bisher im Texte erwähnten Autornamen wurden bis auf ganz wenige für die allerwichtigsten Tatsachen und Probleme klassisch gewordene gestrichen.

Mit diesen Änderungen haben die Bearbeiter das Buch auf seiner alten Höhe gehalten, so daß es mit Recht zu seinen alten Freunden neue hinzugewinnen kann. Die zahlreichen Abbildungen sind zum großen Teil erneuert worden.

Organographie der Pflanzen

Von

Karl Goebel

Zweiter Ergänzungsband:

Blütenbildung und Sproßgestaltung

(Anthokladien und Infloreszenzen)

Mit 219 Abbildungen im Text

VII, 242 S. gr. 8° 1931 Rmk. 16.—, geb. 18.—

Inhalt: I. Einleitung: **Bedeutung und Vorkommen der Anthokladien.** / II. **Blattstellungs- und Symmetrieverhältnisse am blühenden Sproß und an den Infloreszenzen.** 1. Die Änderung in der Blattanordnung gegenüber dem vegetativen Sproß. 2. Symmetrie und Polarität. / III. **Die Infloreszenzen.** 1. Die Infloreszenzen der Campanulaceen. 2. Die Blütenstände der Gräser. 3. Racemöse und cymöse Infloreszenzen. 4. Verringerung und Vermehrung der Blütenzahl in den Infloreszenzen. 5. Die Infloreszenzen der Urticifloren. 6. Infloreszenzen mit Arbeitsteilung. 7. Infloreszenzen mit vegetativen Vermehrungsorganen. 8. „Raritätenkammer": I. Infloreszenzen mit stark verbreiterten, abgeflachten Infloreszenzachsen. II. Abnorme Bürsten- und Kolbeninfloreszenzen. III. Zapfeninfloreszenzen bei Papilionaceen. IV. Infloreszenzen mit auffallend verschieden gestalteten Hochblättern. — Schlußbetrachtung. — Namen- und Sachregister.

In den bisherigen Teilen der drei Auflagen seiner „Organographie der Pflanzen" hatte der Verfasser die Besprechung der Infloreszenzen weggelassen, weil ihm manches noch zu wenig geklärt erschien. Jetzt gibt Goebel in einem zweiten Ergänzungsband eine ausführliche Darstellung dieser Ausbildungsformen. Er erörtert darin nicht nur beschreibend, was man unter einer Dolde, einer Schraubel, einem blühenden Sproß usw. versteht, sondern schildert eingehend vor allem, wie Polarität und Rhythmus sich auswirken und die verschiedenen Ausbildungsformen in die Gesamtsymmetrie der Organbildung sich eingliedern, daß mit der Blütenbildung vielfach eine Änderung in der Blattanordnung am Sproß verbunden ist, daß es umgebildete Infloreszenzen gibt, und daß diese innerhalb bestimmter natürlicher Gruppen oft nicht weniger Veränderungen unterliegen, als das für die Blüten bekannt ist.

So vermittelt der Verfasser in seiner bekannten kritischen und anregenden Art dem Leser eine lebendige Auffassung von der Mannigfaltigkeit der Infloreszenzbildung, mit der sich auch die teleologische Naturbetrachtung bisher merkwürdig wenig beschäftigt hat. Dieser Deutung dienen besonders die in der „Raritätenkammer" (Abschnitt III, Kap. 8) besprochenen Gestaltungen bei Orchideen, Zostera und Phyllospadix, Pterisanthes, Typha, Cyclanthus, Casuarina und bei Papilionaceen.

Botanische Abhandlungen

Herausgegeben von **Prof. Dr. K. Goebel, München**

Heft 18:

Geschlechts- und Artkreuzungsfragen bei Fragaria

Von

Elisabeth Schiemann

am Institut für Vererbungsforschung der Landwirtschaftl. Hochschule Berlin-Dahlem

Mit 28 Textfiguren, 7 Kurven und 8 Tafeln

112 S. gr. 8° 1931 Rmk 15.—

Die Versuche, über die hier berichtet wird, laufen mit Unterbrechungen seit dem Jahre 1919. In diesem Jahre wurden die ersten Kreuzungen ausgeführt an einem Material, das aus sich selbst heraus die Anregung zur Fragestellung gab. Das Institut für Vererbungsforschung (damals Potsdam) besaß ein kleines Fragaria-Sortiment (12 Sippen), das aus dem botanischen Garten in Straßburg stammte.

Die Frage nach der Natur der Millardetschen faux-hybrides war mit dem schnellen Fortschritt der Genetik wieder lebendig geworden und drängte zu einer Klärung. Sie wurde an verschiedenen Stellen in Angriff genommen und ist in den wesentlichsten Punkten als geklärt anzusehen.

Inzwischen haben andere Forscher zur Frage der Geschlechts b e s t i m m u n g und der Geschlechts v e r t e i l u n g reiches Material beigetragen. Trotz dieser Fortschritte bleibt doch im einzelnen, sowohl in der Frage der Geschlechtsbestimmung als in der der faux-hybrides vieles zurück, was weiterer experimenteller Bearbeitung zu seiner befriedigenden Lösung bedarf; hierzu sollen die hier veröffentlichten Untersuchungen Bausteine beitragen.

Heft 19:

Urticaceen- und Moraceen-Infloreszenzen. Von **Dr. Fritz Bernbeck,** München. Mit 62 Abbildungen im Text. *im Druck*

Über Zonenbildung in kolloidalen Medien

Von

Dr. Ernst Küster

Professor der Botanik in Gießen

Z w e i t e , n e u b e a r b e i t e t e A u f l a g e

(„Beiträge zur entwicklungsmechanischen Anatomie der Pflanzen." Heft 1.)

Mit 80 Abbildungen im Text

X, 124 S. gr. 8° 1931 Rmk 8.—

Die neue Auflage unterscheidet sich von der ersten nach Form und Inhalt, in Auswahl und Anordnung des Stoffes so stark, daß der damals verfochtene Grundgedanke fast das einzige geblieben ist, was sie mit der vor 20 Jahren erschienenen früheren gemeinsam hat. Durch Neugestaltung dieses Grundgedankens will Verfasser zum Ausdruck bringen, daß ihm bei fortgesetzter Beschäftigung mit den rhythmischen Strukturen der Pflanzen ein von R. E. Liesegang ausgeführter Versuch und das von ihm an toten Gelen eingehend studierte rhythmische Geschehen zur Erklärung vieler an Organismen wahrgenommenen rhythmischen Strukturen tauglich erschienen ist; andererseits hat der Wunsch, manches mit größerer Klarheit und zugleich mit strengerer Kritik vorzutragen, als es 1913 geschehen ist, ihn die Gelegenheit zur Abfassung einer neuen Auflage lebhaft begrüßen lassen. Viele histologische Einzelheiten, von welchen die erste Auflage spricht, sind unerwähnt geblieben; eine Reihe von Erscheinungen ist ausführlicher behandelt worden als damals; die Darstellung der chemisch-physikalischen Grundlagen ist kürzer gefaßt als in der ersten Auflage.

Die Hydratur der Pflanze

und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung

(Untersuchungen über den osmotischen Wert)

Von

Heinrich Walter
ao. Professor an der Universität Heidelberg

Mit 73 Abbildungen im Text

XII, 174 S. gr. 8° 1931 Rmk 10.—, geb. 12.—

Inhalt: Einleitung: (Das Untersuchungsgebiet. Überblick über die Vegetation der Vereinigten Staaten von Nordamerika. Höhenstufen im südlichen und nördlichen Arizona, Wyoming und Colorado.) / **I. Allgemeines.** 1. Der Begriff der Hydratur. 2. Allgemeines über die Hydraturverhältnisse der Pflanzen. / **II. Die Hydraturverhältnisse der poikilohydren Pflanzen.** 1. Die Schimmelpilze. 2. Die Algen. 3. Die Moose. 4. Die poikilohydren Gefäßkryptogamen. 5. Die poikilohydren Blütenpflanzen. / **III. Die Hydraturverhältnisse der höheren (homoiohydren) Pflanzen.** 1. Die Bestimmung des osmotischen Wertes. 2. Die Probenentnahme. 3. Die Tagesschwankungen des osmotischen Wertes. 4. Die Hydratur der Pflanzen als Indikator der Wasserverhältnisse am Standort. 5. Die jahreszeitlichen Schwankungen der Hydratur in verschiedenen Klimagebieten. 6. Die Grenzwerte der Hydratur bei verschiedenen Pflanzenarten. 7. Die Bestimmung des Hydraturminimums und seine Ursachen. 8. Die Dürreresistenz und die Kälteresistenz der Pflanzen. 9. Die Hydratur der Pflanze als begrenzender Verbreitungsfaktor. 10. Die Hydratur der Pflanzen und das Problem der Anpassungen. / **IV.** Tabellen: 1. Relative Dampfspannung — osmotischer Wert. 2. Gefrierpunktserniedrigung — osmotischer Wert. 3. Osmotische Werte von Rohrzuckerlösungen. 4. Osmotische Werte von Kalisalpeterlösungen. 5. Osmotische Werte und relative Dampfspannungen von Kochsalzlösungen. 6. Relative Dampfspannungen und spezifische Gewichte für verschiedene Schwefelsäuremischungen. / Literaturverzeichnis. — Register.

Der Verfasser veröffentlicht hier das Resultat von langjährigen Untersuchungen über den Wasserhaushalt (Hydratur) der Pflanzen und will damit auf die Bedeutung dieses bisher nicht beachteten Faktors im Leben der Pflanze aufmerksam machen.

Die Hydratur ist nur ein Faktor unter vielen; sie spielt wohl fast überall bei den Lebenserscheinungen der Pflanze mit herein, aber doch in sehr verschiedenem Grade. Während sie in der Wüste von ganz ausschlaggebender Bedeutung ist, tritt sie in unserem Gebiete sehr stark zurück. Schon die in verschiedenen Teilen von Europa zum Teil unter extremen Bedingungen gewonnenen Ergebnisse ließen klar und deutlich die zentrale Stellung des osmotischen Wertes bei allen den Wasserhaushalt der Pflanzen betreffenden Fragen erkennen. Aber erst die während eines ganzen Jahres in den verschiedenen Teilen der Vereinigten Staaten, namentlich aber in der Kakteenwüste von Arizona durchgeführten Untersuchungen haben zur endgültigen Klärung und zur scharfen Herausarbeitung des Hydraturbegriffes beigetragen.

In möglichst knapper Form und ohne lange Tabellen stellt der Verfasser zunächst die allgemeinen Ergebnisse dar, die es erlauben, den Wasserhaushalt der Pflanzen von neuen Gesichtspunkten aus zu betrachten. Die angeführten Beispiele dürften vorläufig genügen, um die Genauigkeit der Methode zu zeigen und als Unterlage für die entwickelten Ansichten zu dienen. Was für eine Rolle der Hydratur in jedem Einzelfalle zukommt, läßt sich nicht voraussagen, sondern muß durch weitere Untersuchungen geklärt werden.

Von demselben Verfasser erschien früher:

Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Mit 170 Abbild. im Text und 4 farbigen phänolog. Karten. XII, 458 S. gr. 8°. 1927 Rmk 22.—, geb. 24.—

Monographie der Gattung Lathraea

Von

Prof. Emil Heinricher
gew. Vorstand des botan. Institutes u. botan. Gartens
der Universität Innsbruck

Mit 45 Abbildungen im Text und 5 Tafeln
IV, 152 S. gr. 8° 1931 Rmk 12.—

Inhalt: Einleitung. / Die Arten von Lathraea. / Der Bau der Samen, die Keimung und die Keimpflanzen. / Der Bau des Rhizoms und der Wurzeln. / Die Schuppenblätter. / Die Saugorgane (Haustorien). / Der Bau der Blütenstände, der Blüten und der Früchte. / Histologische Besonderheiten: 1. Eiweißkrystalle. 2. Die Embryosackhaustorien (= Divertikel). 3. Die Schwierigkeit, Siebröhren nachzuweisen. 4. Besonderheiten im Aufbau des Schwellgewebes bei den Arten mit explosiver Entleerung der Kapseln. / Die Stellung von Lathraea im System. / Über die Verhältnisse der Lathraea-Arten zueinander. / Auf welche Gattungen der Rhinantheen lässt sich der Ursprung von Lathraea begrenzen? / Schlüssel zur Bestimmung der Arten. / Literatur.

Die Lathraeen sind chlorophyllfreie, parasitische und vorwiegend unterirdisch lebende Pflanzen, die nur ihre Blüten und Früchte über den Boden vorschieben; während des größten Teils des Jahres verrät jedoch nichts ihre Anwesenheit. Die Gattung umfaßt fünf Arten, von denen aber nur zwei mehrfach Gegenstand von Untersuchungen waren. Frühzeitig erregten die bei Grabungen zutage gebrachten Rhizome unserer in Europa weitverbreiteten, aber auch im gemäßigten Asien vorkommenden Schuppenwurz, L. squamaria, Interesse wegen ihrer dichten Deckung mit fleischigen, weißen Schuppen, obschon zunächst die Sproßnatur dieser Achsen einerseits und andererseits die Schuppen nicht als Blätter erkannt und die Gebilde als Wurzeln bezeichnet wurden. In alten Kräuterbüchern ist die Pflanze schon allgemein besprochen und abgebildet worden.

Die Schwierigkeit, die tief im Boden lebende Pflanze in vollkommenerem Zustand zu gewinnen, verschuldete, daß die Kenntnisse über die unterirdischen Organe mangelhaft blieben. Die Versuche verschiedener Forscher, die Samen zur Keimung zu bringen, sind bisher ohne Erfolg geblieben, und die Anschauungen über die Ernährungsweise gehen sehr auseinander. Wohl wurde im allgemeinen der Parasitismus der Pflanze anerkannt, von einzelnen als das allein Wirkende auch richtig angesprochen, von andern aber als verknüpft mit Saprophytismus, auch Insektivorie und gar Assimilation (wegen Spuren von Chlorophyll in den oberirdischen Teilen) angegeben. Daran war wesentlich schuld, daß vollständige Präparation von Pflanzen, Bloßlegung des Bestandteiles eines Rhizoms und der Wurzeln, die Verzweigung dieser, wie der reichen Ausbildung von Saugorganen, die in die erfaßten Wirtwurzeln entsendet werden, fast fehlte. Ebenso mangelte noch eine eingehende anatomische Untersuchung über die Entwicklung und den Bau der Saugorgane, eine genauere Darstellung der Entwicklung der Schuppenblätter, ihres Baues und ihrer Leistung, sowie der Funktion der beiden Drüsenarten, welche die Höhlungen der Blätter bekleiden.

Dazu kommen verschiedene histologische Fragen: Verbreitung der bei L. squamaria entdeckten Eiweißkristalle in den verschiedenen Organen und Geweben; nähere Aufschlüsse über den Bau der Fruchtkapseln und Samen, Zustandekommen der Divertikel in den Samenanlagen, Klärung der systematischen Stellung.

Seit mehr als 40 Jahren beschäftigt sich Heinricher mit dieser interessanten Gattung. Seine nunmehr vorliegende Monographie kann als Zusammenfassung des gegenwärtigen Standes unserer Kenntnisse gewertet werden; soweit sie die Biologie betreffen, dürften sie als befriedigend angesehen werden können.

Vegetationsbilder

Begründet von

Dr. G. Karsten
Professor an der Universität Halle

Dr. H. Schenck †
Prof. an der Techn. Hochschule Darmstadt

Herausgegeben von Prof. Dr. G. Karsten

Zuletzt ist erschienen:

Einundzwanzigste Reihe

Heft 1/2: **Vegetationsbilder der östlichen Staaten von Nordamerika.** Von Prof. Dr. J. C. Th. Uphof. Teil II: Der südliche Teil. 12 Lichtdrucktafeln (mit 18 Vegetationsbildern). 12 S. Text und 12 Blatt Tafelerkl. 1930 Rmk 8.—

Teil I: siehe Reihe 20, Heft 5/6

Der südliche Teil der östlichen Vereinigten Staaten umfaßt die Staaten Virginia, Nord- und Süd-Carolina und Georgia.

Heft 3/4: **Vegetationsbilder aus Portugal.** Von Otto Cyrén, Stockholm. 12 Lichtdrucktafeln (mit 20 Vegetationsbildern), 9 S. Text und 12 Blatt Tafelerkl. 1930 Rmk 8.—

Heft 5: **Endemismen und Charakterpflanzen von Kreta.** Von Th. Schmucker, Göttingen. 6 Lichtdrucktafeln (mit 11 Vegetationsbildern), 6 S. Text und 6 Blatt Tafelerkl. 1930 Rmk 4.—

Heft 6/7: **Die Pflanzenwelt Nord- und Mittelchiles.** Von Dr. E. Werrermann, Kustos am Botan. Museum Berlin-Dahlem. 12 Lichtdrucktafeln (mit 17 Vegetationsbildern), 9 S. Text und 11 Blatt Tafelerkl. 1931 Rmk 8.—

Heft 8: **Charakterpflanzen aus Südwestafrika.** Von Dr. Martin Heumann, Studienrat in Wohlau, und Prof. Dr. Hubert Winkler, Breslau. 6 Lichtdrucktafeln (mit 12 Vegetationsbildern) und 6 Blatt Tafelerkl. 1931 Rmk 4.—

Zweiundzwanzigste Reihe

Heft 1: **Guatemala.** Von Reg.-Rat Dr. Friedrich Morton, Konservator d. Bundesdenkmalamtes, Kustos d. Hallstätter Museums, Hallstatt. 6 Lichtdrucktafeln (mit 12 Vegetationsbildern), 16 S. Text und 6 Blatt Tafelerkl. 1931 Rmk 4.—

Heft 2: **Xerotherme Relikten am Flusse Tichaja Ssosna (Südrußland).** Von B. M. Kozo-Poljanski, Woronesch. 6 Lichtdrucktafeln (mit 12 Vegetationsbildern), 4 S. Text und 6 Blatt Tafelerkl. 1931 Rmk 4.—

Heft 3: **Vegetationsbilder aus den Magaliesbergen in der Hochebene von Transvaal.** Von Dr. A. C. Leemann. 6 Lichtdrucktafel (mit 10 Vegetationsbildern), 5 S. Text und 6 Blatt Tafelerkl. 1931 Rmk 4.—

Heft 4: **Das mittelungarische Bergland.** Von Dr. Raymund Rapaics und Ladislaus Vajda. 6 Lichtdrucktafeln (mit 11 Vegetationsbildern), 6 S. Text und 6 Blatt Tafelerkl. 1931 Rmk 4.—

Heft 5/6: **Die Vegetation der Südinsel von Neuseeland.** Von L. Cockaine, G. Simpson und J. Scott Thomson. 12 Lichtdrucktafeln (mit 13 Vegetationsbildern), 17 S. Text (dtsch. u. engl.) und 12 Blatt Tafelerkl. 1931 Rmk 8.—

Heft 7: **Die Vegetation der Niederlande.** Von Dr. J. C. Th. Uphof, Prof. d. Bot. a. d. „Rollins Hochschule", Winter Park, Florida, U.S.A. 6 Lichtdrucktafeln (mit 11 Vegetationsbildern), 7 S. Text und 9 Blatt Tafelerkl. 1931 Rmk 4.—

Die Sammlung wird fortgesetzt.

Die Pflanzenareale

Sammlung kartographischer Darstellungen von Verbreitungsbezirken der lebenden und fossilen Pflanzenfamilien, -Gattungen und -Arten

Unter Mitwirkung von

Dr. Ludwig Diels, Prof. an der Universität Berlin und

Dr. G. Samuelsson, Prof. am Naturhistorischen Reichsmuseum in Stockholm

herausgegeben von

Dr. Emil Hannig und **Dr. Hubert Winkler**

Prof. an der Universität Münster i. W. Prof. an der Universität Breslau

3. Reihe.

Heft 1. Mit 10 Karten (1—10) und 10 Seiten Text 1931 Rmk 7.50

Sarraceniaceae (Karte 1—3). Von J. C. Th. Uphof u. M. v. F. Shreve.
Fouquieraceae (Karte 4). Von F. Shreve.
Larrea tridentata (Karte 5). Von F. Shreve.
Carnegia gigantea (Karte 6). Von F. Shreve.
Aureolaria (Karte 7—10). Von F. W. Pennell.

Heft 2. Mit 10 Karten (11—20) und 8 Seiten Text 1931 Rmk 7.50

Batidaceae (Karte 11). Von J. C. Th. Uphof.
Verbreitung einiger *Desmidiaceen*. IV. (Karte 12—17). Von A. Donat.
Asiatisch-sibirische *Corydalis*arten (Karte 18 bis 20). Von P. Krylow.

Heft 3. Mit 10 Karten (21—30) und 17 Seiten Text 1931 Rmk 7.50

Drogenpflanzen. I: Alkaloiddrogen (Karte 21 bis 30). Von Wolfg. Himmelbauer.

Heft 4. Mit 10 Karten (31—40) und 7 Seiten Text 1931 Rmk 7.50

Gnetum L. (Karte 31—40). Von Fr. Markgraf.

Es erscheinen etwa 4 Hefte im Jahre mit je 10 Verbreitungskarten. Je 8 Hefte bilden eine Reihe. Format: 33×30 cm. Preis jedes Heftes: Rmk 7.50

Übersicht der bisher ausgegebenen Verbreitungskarten (Reihe I—II, je 8 Hefte, und Reihe III, Heft 1—4):

1. Verbreitungskarten von Familien, zugleich mit den Gattungsarealen oder Artarealen.

Batidaceae (III, **2**, 11). Von J. C. Th. Uphof.
Buxaceae (I, **7**, 70). Von F. Pax.
Connaraceae (II, **1**, 6—7). Von G. Schellenberg.
Desmidiaceen I u. II (I, **3**, 47—50; II, **3**, 21—25; **3**, 26—30 und III, **2**, 12—17). Von A. Donat.
Fouquieraceae (III, **1**, 4). Von F. Shreve.
Gesneraceae, europäische (II, **7**, 70). Von A. v. Hayek.
Hippocastanaceae (II, **1**, 8). Von F. Pax.
Hydrocharitaceen, marine (I, **3**, 21—24). Von C. Ostenfeld.
Magnoliaceae (II, **5**, 41—43). Von J. E. Dandy und R. D'O. Good.
Musaceae (I, **2**, 11—12). Von H. Winkler.
Pilotrichaceae (II, **5**, 50). Von Th. Herzog.
Pontederiaceae (II, **2**, 11—17). Von O. Schwarz.
Potamogetonaceen, marine (I, **4**, 34—39). Von C. H. Ostenfeld.
Roccellaceae (II, **1**, 1—5). Von C. V. Darbishire.
Sarraceniaceae (III, **1**, 1—3). Von J. C. Th. Uphof.
Taccaceae (II, **4**, 31). Von W. Limpricht.

2. Verbreitungskarten von Gattungen nebst Artarealen.

Abies*, europäische (I, **2, 14—16). Von J. Mattfeld.
Acer* I u. II (I, **1, 4—5 u. I, **4**, 31—33). Von F. Pax.
Auricularia (III, **1**, 7—10). Von F. W. Pennell.
Casuarina (I, **1**, 6). Von L. Diels.
Centaurea, Sect. Centaurium (I, **5**, 45—46). Von A. v. Hayek.
Cornus, Sect. Arctocrania (II, **7**, 69). Von C. Regel.
Gnetum (III, **4**, 31—40). Von Fr. Markgraf.
Hedera (II, **7**, 65—68). Von L. Lämmermayr.
Corydalis-Arten (asiat.-sibir.) (III, **2**, 18—20). Von P. Krylow.
Krascheninnikowia (I, **3**, 71). Von P. Krylow.
Larix (II, **7**, 62—64). Von C. H. Ostenfeld und O. Syrach-Larsen.
Leontopodium (I, **6**, 51a—54). Von H. Handel-Mazzetti.
Lepidolaena (I, **3**, 73). Von Th. Herzog.
Lysimachia (II, **5**, 44—49). Von H. Handel-Mazzetti.
Microthamnium (I, **3**, 72). Von Th. Herzog.
Minuartia (II, **6**, 51—61). Von J. Mattfeld.
Onobrychis, Subg. Euonobrychis I u. II (I, **5**, 41—44 und I, **6**, 55—60). Von G. Sirjaev.

*) Mit Berücksichtigung der fossilen Formen.

Orobanche (I, 7, 61—69). Von G. Beck-Mannagetta.
Sapium (I, 2, 13). Von F. Pax.
Saxifraga I (I, 1, 1—3). Von A. Engler.
Soldanella (I, 1, 7—8). Von F. Vierhapper.
Trapa (I, 3, 25—27). Von H. Gams.
Trigonella (II, 8, 71—79). Von G. Sirjaev.
Veronica I. Gruppe *Leptandra* und Sektionen *Pseudolysimachia* und *Veronicastrum* (II, 4 32—40). Von A. Huber.
Wulfenia (I, 3, 28—29). Von A. v. Hayek.

3. Verbreitungskarten einzelner Arten.

Argania sideroxylon (I, 4, 40). Von J. Braun-Blanquet
Asplenium cuneifolium (I, 8, 80a). Von L. Lämmermayr.
Asplenium adulterinum (I, 8, 80b). Von demselben.
Callitris articulata (I, 3, 30). Von J. Braun-Blanquet.
Carnegia gigantea (III, 1, 6). Von F. Shreve.
Catha edulis (III, 3, 27). Von W. Himmelbaur.
Chondrodendron tomentosum (III, 3, 30). Von demselben.
Coffea arabica und *C. liberica* (III, 3, 23). Von demselben.
Cola vera und *C. acuminata* (III, 4, 24). Von demselben.
Fagus orientalis (I, 2, 18). Von L. Lämmermayr.
Fagus silvatica (I, 2, 17). Von demselben.
Genista anglica (I, 1, 10). Von E. Hannig.
Hierochloë pauciflora (I, 2, 20). Von E. Hulten.
Ilex paraguaiensis (III, 3, 26). Von W. Himmelbaur.
Isoetes echinospora (I, 8, 79). Von A. Donat.
Isoetes lacustris (I, 8, 78). Von demselben.
Larrea tridentata (III, 1, 5). Von F. Shreve.
Lobelia Dortmanna (I, 8, 74 u. 75). Von A. Donat.
Subularia aquatica (I, 8, 76 u. 77). Von demselben.
Paullinia cupana (III, 3, 25). Von W. Himmelbaur.
Peumus baldus (III, 3, 28). Von demselben.
Pinus Pinea (I, 1, 9). Von M. Rikli.
Pinus pumila (I, 2, 19). Von E. Hultén.
Sabadilla officinalis (III, 3, 29). Von W. Himmelbaur.
Schistostega osmundacea (II, 1, 9—10). Von H. Gams.
Thea sinensis (III, 3, 21). Von W. Himmelbaur.
Theobroma cacao (III, 3, 23). Von demselben.
Tilia cordata (II, 2, 18 u. 19). Von P. Jaccard und A. Frey.
Tilia plathyphyllos (II, 2, 29). Von denselben.

Die geschützten Pflanzen Mitteldeutschlands

Von

Dr. Erich Sattler

Apolda

Fünfundfünfzig mehrfarbige Tafeln
nach Aquarellen von Heinrich Linzen, Weimar

Mit 22 Seiten Text. 8° 1931 geb. Rmk 6.—

Es gibt zahlreiche, meist durch besondere Formschönheit, durch Farbe oder Gestaltung der Blüten auffallende Pflanzen, von denen wir feststellen müssen, daß sie von Jahr zu Jahr abnehmen. Bei vielen unserer wildwachsenden Pflanzen besteht die Gefahr, daß sie mit der Zeit völlig aussterben. Es muß deshalb versucht werden, diese Pflanzen dem Naturbilde zu erhalten. Neben den gesetzlichen Maßnahmen zum Schutze gefährdeter Arten soll auch dieses Buch helfen, in ihrem Bestande bedrohte Pflanzen der Natur zu erhalten. Es ist sein Hauptzweck, weiteste Kreise für den Schutz der wildwachsenden Flora, für den Naturschutz ganz allgemein zu interessieren, zur Beschäftigung mit den Wunderwerken der Natur, zum Nachdenken und zur Mitarbeit an der Erhaltung der Schätze, die wir auch in unserer Flora immer noch haben, anzuregen. Es sind ferner auch hohe ethische Werte, die im Naturschutz unserer Flora enthalten sind und die es für die Allgemeinheit zu erhalten gilt.

In 83 naturgetreu farbigen Abbildungen sind hier die Pflanzen aufgeführt, die unter Naturschutz stehen, geordnet nach ihrer Blütezeit vom zeitigsten Frühjahr an bis in den Herbst hinein. Für den Wanderer und den Freund der Natur und insbesondere unserer Pflanzenwelt, für den Forstmann und den Polizeibeamten soll dieses Buch mit seinen nach der Natur von dem Kunstmaler Heinrich Linzen in Weimar gemalten Pflanzen-Abbildungen mit kurzen Beschreibungen ein Vademekum sein, aus dem leicht ersichtlich ist, welche Pflanzen unter Naturschutz stehen.

Vegetationskunde von Ostpreußen

Von

Dr. H. Steffen

Allenstein

Mit 67 Abbildungen im Text

(„Pflanzensoziologie". Vegetationskundl. Gebietsmonographien, hrsg. von der Staatl. Stelle für Naturdenkmalpflege in Preußen. Band 1.)

XIV, 406 S. gr. 8° 1931 Rmk 22.—, geb. 24.—

Inhaltsübersicht

Erster Teil: **Die ökologischen Faktoren.**

I. Oberflächengestaltung und Bodenbeschaffenheit. 1. Der Preußische Landrücken. 2. Das Gebiet der flachen Grundmoräne. 3. Die Alluvialgebiete. / **II. Das Klima.** 1. Die Temperatur. 2. Niederschläge und Luftfeuchtigkeit. 3. Das Licht. 4. Phänologie.

Zweiter Teil: **Die Pflanzengesellschaften.**

I. Allgemeines und Methodisches. / II. Die Wälder. a) Allgemeines. Topographie und Statistik. b) Die urwüchsigen Waldbäume und die wichtigsten Unterhölzer und Sträucher. c) Die Pflanzengesellschaften der Wälder: 1. Laub- und Mischwälder des diluvialen Flachlandes (Linden-Fichten-Typus). 2. Die Laub- und Mischwälder des diluvialen Höhengebietes (Buchen-Typus). 3. Einige besondere Schattengesellschaften. 4. Fichtenwälder. 5. Kiefernwälder. 6. Zusammenfassende Übersicht. / **III. Die Moore.** a) Topographie und Statistik. b) Entstehung und Klassifikation. c) Die Pflanzengesellschaften der Moore: 1. Flachmoore (Sumpfmoore, Schwingflachmoore, Standflachmoore). 2. Zwischenmoore und Pseudohochmoore (Schwing-Zwischenmoore, Reiser-Zwischenmoore, Zwischenmoorwälder, Pseudohochmoore). 3. Hochmoore. 4. Quellmoore. / **IV. Die baumfreien Pflanzengesellschaften des Mineralbodens.** 1. Die Wiesen (Grasflur, Hochstaudenflur, Trockenwiese). 2. Sonnige Hügel: a) Die Gesträuch-Formation. b) Sonnige Hügel ohne Gesträuch (Grastriften, Geröllfluren, Sandtriften). 3. Sandfelder und Dünen: a) Das Strandgebiet. b) Das Binnenland. 4. Heiden. / **V. Die Gewässer.** 1. Ufergebüsche. 2. Gesträuchlose Uferformationen: a) Die Überschwemmungszone. b) Der Rohrsumpfkomplex. 3. Die Vegetation des offenen Wassers.

Dritter Teil: **Besiedelungsgeschichte seit dem Ende der Eiszeit.**

I. Die Dryas-Zeit. 1. Klima und Vegetation. 2. Die nordischen Florenbestandteile und die Reliktenfrage. 3. Das arktisch-alpine Element. 4. Die subarktischen Florenbestandteile. 5. Alpine und subalpine Arten. / **II. Die Birkenperiode.** / **III. Die Kiefernperiode und die sogenannten pontischen Arten.** / **IV. Die Eichenzeit und das atlantische Florenelement.** / **V. Die Zeit der Buchen- und Fichtenwälder.** / **VI. Der historische Zeitabschnitt.** a) Die Archäophyten. Die Segetalflora. Die Ruderalflora. b) Neuere Einwanderer: 1. Neophyten. 2. Segetale und andere Epökophyten. Eisenbahnpflanzen. Kulturflüchtlinge und -relikte. 3. Ephemerophyten.

Zusammenfassender Rückblick. Literaturverzeichnis. Register.

Seit mehr als zehn Jahren hat sich der Verfasser mit der Bearbeitung der Vegetationsverhältnisse des preußischen Landrückens nach pflanzensoziologischen Gesichtspunkten beschäftigt. Er kannte auch den größeren Teil der übrigen Provinz bereits aus eigener Anschauung, als ihm von der Staatlichen Stelle für Naturdenkmalpflege in Preußen die Herausgabe einer Vegetationskunde von Ostpreußen übertragen wurde.

Im Vordergrund der Arbeit sind die „Pflanzengesellschaften" dargestellt; dabei wird neben der Oekologie (einschließlich der Autökologie) auch den Methoden und Ergebnissen der neueren Pflanzensoziologie der verdiente Platz eingeräumt. Bei der Darstellung der Ergebnisse ist das größte Gewicht auf Vollständigkeit und Zuverlässigkeit der Tabellen gelegt worden.

Die Süßwasserflora Mitteleuropas

Herausgegeben von

Prof. Dr. A. Pascher, Prag

In zweiter Auflage sind erschienen:

Heft 10:

Bacillariophyta (Diatomeae)

Bearbeitet von

Dr. Friedrich Hustedt
Bremen

Mit 875 Abbildungen im Text

VIII, 466 S. Taschenformat 1930 Rmk 18.—, geb. 19.50

Inhalt: 1. Charakteristik. / 2. Allgemeine Morphologie der Diatomeenzelle. / 3. Bau der Zellwand. / 4. Das Zellinnere der Diatomeen. / 5. Zellteilung. / 6. Koloniebildung. / 7. Auxosporen und Dauersporen bei zentrischen Diatomeen. / 8. Abnorme Formen. / 9. Geschlechtliche Fortpflanzung und die Reduktionsteilung. / 10. Phasenwechsel. / 11. Verwandtschaft. / 12. Allgemeine Systematik der Diatomeen. / 13. Lebensweise, Standorte und Oekologie der Diatomeen. / 14. Ernährung und Kultur. / 15. Präparation, Untersuchung und Bestimmung. / 16. Wichtigste Literatur. / Spezieller Teil: Zentrales, Pennales. / Namenverzeichnis.

Die zweite Auflage dieses Heftes der „Süßwasserflora" stellt eine vollständig neue Bearbeitung dar. Auch die Abbildungen sind sämtlich neu und zum größten Teil Originale. Die Hustedtsche Bearbeitung wird daher besonders auch den Besitzern der ersten Auflage (bearbeitet von H. Schönfeldt) erwünscht sein.

Heft 14:

Bryophyta (Sphagnales · Bryales · Hepaticae).

Bearbeitet von

H. Paul München — **W. Mönkemeyer** Leipzig — **V. Schiffner** Wien

Mit 264 Abbildungen im Text

VIII, 252 S. 1931 Rmk 12.—, geb. 13.50

Zur Angleichung an die jetzigen Verhältnisse wurde der Titel „Süßwasserflora Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz" umgeändert in „Süßwasserflora Mitteleuropas". Es wurden ja auch bei den bisher erschienenen Heften bereits ganz Mitteleuropa, in einzelnen Gruppen ganz Europa oder auch die anderen Kontinente berücksichtigt.

In zweiter Auflage werden in kürzeren Zeitabständen zunächst erscheinen: Heft 2A „Chrysophyceae" und Heft 9 „Zygnemales". Ebenso werden in naher Zeit die noch nicht erschienenen Hefte der ersten Auflage folgen: Heft 13 „Pilze, Flechten, Bakterien", Heft 8 „Desmidiaceae", Heft 15 „Farne und Samenpflanzen".

Zu den Heften 4: „Volvocales", 11: „Heterokontae, Phaeophyta, Rhodophyta, Charophyta", 12: „Cyanophyceae" wird ein Ergänzungsheft vorbereitet.

Die Pflanzenstoffe

Bestandteile und Zusammensetzung der einzelnen Pflanzen und deren Produkte

Botanisch-systematisch bearbeitet

Phanerogamen

Von

Dr. Carl Wehmer

ord. Honorarprofessor für Botanik und Vorstand des bakteriologisch-chemischen Laboratoriums des techn.-chem. Instituts der technischen Hochschule zu Hannover

Zweite, neubearbeitete und vermehrte Auflage

Zwei Bände

Zweiter Band

Seite 641—1511 1931 Rmk 60.—, geb. 62.50

Früher erschien:

Erster Band

XVI, 640 S. gr. 8° 1929 Rmk 45.—, geb. 47.50

Preis des ganzen Werkes: Rmk 105.—, geb. 110.—

Oesterreich. botan. Zeitschrift, Bd. 78 (1929), Heft 4: Der „Wehmer" war ein Werk für sich — in seiner Art wohl einzig dastehend und dementsprechend für jeden, der, von welcher Seite immer, mit Pflanzenstoffen zu tun hatte, als Nachschlagewerk unentbehrlich. Das spürte man besonders am Fehlen einer derartigen Zusammenstellung für die letzten 18 Jahre. Um so dankenswerter ist es, daß sich der Verfasser der ungeheuren Mühe einer Neuauflage unterzog. . . . G. Klein, Wien

Zeitschrift für Botanik, Bd. 22 (1929), Heft 6: . . . Man muß dem Verfasser Dank zollen, daß er sich der mühevollen Aufgabe einer Erneuerung seiner früheren Arbeit unterzogen und so ein zeitgemäßes Nachschlagewerk geschaffen hat, das als einziges Werk seiner Art von Chemikern und Biologen jeder Richtung wohl aufgenommen werden wird. Kurt Noack

Pharmazeutische Zentralhalle, 1930, Nr. 9: . . . ein phytochemisches Nachschlagewerk, das mit knappster Form möglichste Vollständigkeit verbindet und schnelle Orientierung ermöglicht. Dr. W. Mattick

Zentralblatt für Pharmazie, 1930, Nr. 12: Verfasser hat eine anerkennenswerte, durch Genauigkeit und Vollständigkeit der Angaben (besonders der Literatur, auch der älteren) sich auszeichnende Arbeit geleistet und damit ein praktisches, wenn auch in knappster Form gehaltenes Nachschlagewerk geschaffen, das Apothekern, Ärzten, Physiologen, Botanikern, Analytikern, technischen Chemikern u. a. reichen Nutzen bringt.

Die Umschau, 1930, Nr. 38: . . . Daß sich der Verf. nicht entschließen konnte, auf die ältere Literatur zu verzichten, ist besonders rühmlich hervorzuheben. So ist das Nachschlagewerk gleichzeitig zu einem Geschichtswerk geworden. Es ist unentbehrlich für Chemiker, Pflanzenphysiologen, Pharmakologen, Kolonialwissenschaftler und Landwirte. Dr. F. Merkenschlager

Die deutsche Zuckerindustrie, 1929, Nr. 38: . . . gewissenhaft und eingehend ist jede Pflanze behandelt. Das Buch bildet daher eine ebenso zuverlässige, wie unerschöpfliche Quelle der Belehrung; es überbietet in jedem Hinblick alles bisher in diesem Falle Geleistete . . . Druck und Ausstattung sind ausgezeichnet . . .
Prof. Dr. Edm. v. Lippmann

Mikroskopische Untersuchung pflanzlicher Nahrungs- und Genußmittel

Von

Dr. Gustav Gassner

o. ö. Professor an der Technischen Hochschule in Braunschweig

Mit 718 Abbildungen im Text

XII, 357 S. gr. 8° 1931 Rmk 24.—, geb. 26.—

Inhalt: I. **Allgemeiner Teil.** Das Mikroskop und die mikroskopischen Nebenapparate für Nahrungsmitteluntersuchungen. Sonstige Hilfsmittel und Reagentien zur mikroskopischen Untersuchung. Die Durchführung der mikroskopischen Untersuchung. / II. **Die Getreidearten und ihre Mahlprodukte.** Die Getreidearten und die Verarbeitung des Getreides in der Müllerei. Der Bau der Gramineenfrucht. Weizen und Roggen. Der Spelz und andere Triticum-Arten. Gerste. Hafer. Mais. Reis. Hirsearten. Eleusine. Buchweizen. Reismelde. Verunreinigungen des Getreides. Die mikroskopische Untersuchung von Mehlen. Brot und Backwaren. / III. **Die stärkehaltigen Hülsenfrüchte und ihre Mahlprodukte.** Die allgemeinen Bauverhältnisse der Leguminosensamen. Erbse. Linse. Bohne. Mondbohne. Echte Mungobohne. Adzuki-Bohne. Ackerbohne. Canavalia-Bohne. China-Bohne. Lablab-Bohne. Kichererbse. Platterbse. Weitere Hülsenfrüchte. / IV. **Stärke.** Gewinnung und mikroskop. Prüfung der Handelsstärke. Kartoffelstärke. Maranta-St. Kurkuma-St. Canna-St. Colocasia-St. Hydrosme-St. Sago-St. Manihot-St. Bataten-St. Dioscorea-St. Getreide-St. Stärke der echten Kastanie und der Roßkastanie. Bananenstärke. Vergleichende Zusammenstellung der wichtigsten Stärkearten. / V. **Oelhaltige Samen und Früchte.** Bedeutung und Verwendung. Mikroskopische Untersuchung der Oelfrüchte, sowie ihrer Preß- und Extraktionsrückstände. Oelhaltige Cruciferensamen und ihre Preßkuchen. Leinsamen. Mohn. Bucheckern. Hanf. Sesam. Leguminosensamen. Kompositenfrüchte. Baumwollsamen. Kapoksamen. Olive. Euphorbiaceensamen. Mowra. Palmensamen. Haselnuß. Walnuß. Paranuß. Mandeln und Mandelersatz. Pistazie. / VI. **Obst und Obstprodukte.** Apfel. Birne. Quitte. Pflaume und Zwetsche. Kirsche. Himbeere. Johannisbeere. Stachelbeere. / VII. **Genußmittel.** Kaffee. Kaffeesurrogate. Kakao. Kolanuß. Tee. Mate. Tabak. / VIII. **Gewürze (Samen und Früchte).** Pfeffer. Langer Pfeffer. Kubebenpfeffer. Paprika-Cayennepfeffer. Senf. Piment. Lorbeerfrucht. Muskatnuß und Macis. Sternanis. Cardamomen. Vanille. Umbelliferenfrüchte. / IX. **Gewürze (Knospen, Blüten und Blütenteile).** Gewürznelken. Kapern. Zimtblüten. Safran. / X. **Gewürze (Vegetative Pflanzenteile).** Ingwer. Kurkuma. Zittwer. Galgant. Kalmus. Zimt. Schnittlauch. Petersilie. Lorbeerblätter. Majoran und seine Verfälschungen. Kretischer Dost. Bohnenkraut. Thymian. Salbei. Beifuß. Estragon. / XI. **Speisepilze.** Trüffelpilze. Morcheln und Lorcheln. Champignon. Pfifferling. Milchpilze und Täublinge. Steinpilze. Getrocknete Pilze. Pilzpulver. / XII. **Honig.** — Register.

Dieses Buch soll zunächst dem angehenden Nahrungsmittelchemiker während des Studiums als Leitfaden dienen und ihn befähigen, mikroskopische Prüfungen der wichtigsten, aus dem Pflanzenreiche stammenden Nahrungs- und Genußmittel vorzunehmen. Die Grundzüge der Botanik werden als bekannt vorausgesetzt. Das Buch soll aber gleichzeitig und vor allem auch dem in der Praxis stehenden Nahrungsmittelchemiker und den sonstigen Untersuchungsstellen, die sich mit der mikroskopischen Prüfung von pflanzlichen Rohstoffen, insbesondere auch mit der Futtermittelkontrolle befassen, ein brauchbares Hilfsmittel sein. Auf die Ausstattung mit zahlreichen und guten Abbildungen wurde erhöhter Wert gelegt. Sämtliche wiedergegebenen Zeichnungen und Photographien sind neu; aus didaktischen Gründen wurde für sämtliche mikroskopischen Abbildungen ein einheitlicher Maßstab von 200:1 gewählt; dadurch wird nicht nur die Kenntnis von Form und Art, sondern auch von den Größenverhältnissen der einzelnen Objekte vermittelt. Auf Literaturangaben wurde verzichtet, weil die Darstellung des Stoffes ausschließlich auf Grund eigener Untersuchungen erfolgte und, wie gesagt, das gesamte Abbildungsmaterial neu geschaffen wurde.

Botanische Versuche ohne Apparate

Ein Experimentierbuch für jeden Pflanzenfreund

Von

Dr. Hans Molisch

emer. o. ö. Professor und Direktor d. pflanzenphysiologischen Institutes an der Universität Wien

Mit 62 Abbildungen im Text

XII, 200 S. gr. 8° 1931 Rmk 9.—, geb. 10.—

Glauben Sie, daß es möglich ist, den Fußtritt einer Stubenfliege ohne Apparate hörbar zu machen? — Halten Sie es für möglich, die Brownsche Molekularbewegung dem freien, unbewaffneten Auge sichtbar zu machen? Was würden Sie dazu sagen, wenn jemand behaupten würde, das Licht der Sonne oder der Lampe könne durch mehrere Zentimeter dickes Holz hindurchgehen und gesehen werden? Hans Molisch beweist uns, daß das, was auf den ersten Blick unmöglich erscheint, doch möglich ist und in der einfachsten Weise ohne Zuhilfenahme irgendwelcher Apparate bewiesen werden kann.

In der Natur gibt es an der Pflanze auf Schritt und Tritt viel zu sehen, den meisten Menschen bleibt es aber verborgen; sie gehen sozusagen blind durch Wald und Flur. Die moderne Jugend neigt heute stark zur Technik, sie interessiert sich lebhaft für Auto, Flugzeug, Radio, und das ist gewiß begrüßenswert, aber selten sieht man einen Knaben, der einen Stein sinnend betrachtet, einen Käfer, einen Schmetterling ansieht oder Pflanzen sammelt, um sie genauer zu untersuchen. Dieses Buch soll dazu beitragen, die Jugend der Mittel- und Hochschulen zur Natur zurückzuführen. Allen Botanikern und Pflanzenfreunden wird es willkommen sein, namentlich jenen Lehrern, die botanische Ausflüge machen. Viele der gemachten Versuche sind neu oder finden sich nicht an anderen Stellen. So wird dieses Buch vieles bieten, was in pflanzenphysiologischen Praktika nicht zu finden ist, und eine Ergänzung dazu liefern, die um so willkommener sein dürfte, als die Versuche ohne Apparate gemacht werden.

Die Gartenwelt, 1931, Nr. 40: . . . Die Jugend zur Natur zurückzuführen und für die Natur zu interessieren, ist das Buch geschrieben worden. Es soll eine Ergänzung zu dem bieten, was in pflanzenphysiologischen Praktika nicht zu finden ist. Es enthält eine Fülle von Hinweisen auf einfache Versuche, deren größter Teil in der freien Natur und ohne Anwendung irgendwelcher Apparatur gemacht werden kann. All diese Versuche bauen sich auf Beobachtungen auf, von denen manche neu oder in anderen Büchern bisher nicht veröffentlicht worden sind. Die Versuche erstrecken sich teils auf anatomische und morphologische Zusammenhänge, teils auf physikalische Erscheinungen, teils auf chemische Vorgänge, vor allem aber auf physiologische Lebensäußerungen. Jeder Pflanzenfreund wird durch das Buch zu eigenen Betrachtungen in der Natur angeregt. Es ist ein vorzügliches Erziehungsmittel für die Jugend, bietet aber auch gereifteren Naturfreunden Stoff zum Nachdenken in großer Fülle. Die klare, volkstümliche Darstellungsweise macht es jedermann leicht, sich die Anregungen und Anleitungen des Verfassers zunutze zu machen.

Fünfundzwanzig Jahre Mutationstheorie

Erweiterter Abdruck eines Vortrages, gehalten im Dezember 1929 für die Mitglieder der wissenschaftlichen Gesellschaft Diligentia im Haag

Von

Dr. Theo. J. Stomps
Professor der Botanik an der Universität Amsterdam

Mit 2 Abbildungen im Text. III, 68 S. gr. 8° 1931 Rmk 3.—

Zeitschrift für Botanik, Bd. 24 (1931), Heft 8: . . . Stomps setzt in seiner Darstellung de Vries in eine Reihe mit Lamarck und Darwin; er zeigt zunächst, wie der Artbegriff sich im Laufe des 19. Jahrhunderts wandelte. Weiterhin wird dargestellt, wie de Vries seine Lehre aus den Anschauungen Darwins zunächst als intrazellulare Pangenesis entwickelte und wie er dann zur Aufstellung und experimentellen Fundierung seiner Mutationstheorie übergeht. Es folgt die Ausgestaltung der Mutationstheorie in ihrer heutigen Form und endlich wird ihre Beziehung zu einzelnen Gebieten der gegenwärtigen Forschung dargetan. Die Art der Darstellung läßt die Schrift als für breitere Kreise geeignet erscheinen . . . . Oehlkers

Anleitung zur Mikrophotographie

auch mit einfachen Einrichtungen, mit zweckmäßigster Beleuchtung und mit einem neuen, wenig kostspieligen Apparat für den täglichen Gebrauch auf dem Mikroskopiertisch

Von

Prof. Dr. Ludwig Heim und **Dr. med. e. h. Fritz Skell**
Geheimer Medizinalrat in Erlangen Maler u. Universitätszeichner i. München

Mit 38 Abbildungen im Text

VIII, 92 S. gr. 8° 1931 Rmk 4.50, geb. 5.50

Das Mikrolichtbild als rein urkundlicher Beleg ist immer noch nicht annähernd so verwendet, wie es ihm zukommt. Unter den mannigfachen Anwendungsmöglichkeiten der Mikrophotographie auf fast allen Gebieten der Naturwissenschaften, wie Mineralogie, Botanik, Zoologie, Medizin, ist es besonders das Gebiet der Bakteriologie, auf dem sie geradezu Unersetzliches leistet, weil sie es ermöglicht, die Bakterien und ihre zeichnerisch überhaupt nicht erschöpfend zu treffenden Ansiedelungen auf künstlichen Nährböden in unübertrefflicher Naturtreue abzubilden.

Viele Mikroskopiker, die sich der Mikrophotographie zugewandt hatten, sind wegen immer wiederkehrender Mißerfolge und weil ihnen die Arbeit zu umständlich und beschwerlich erschien, wieder von ihr abgekommen; auch Unkenntnis optischer Vorgänge und vermeintlich zu hohe Kosten sind schuld, warum diese so wichtige Darstellungsmethode vernachlässigt wird. Die Verfasser wollen daher mit ihrer Abhandlung auf Grund langjähriger Erfahrungen und unter Berücksichtigung der neuzeitlichen Errungenschaften auf beleuchtungstechnischem und optischem Gebiete zeigen, wie man auf möglichst einfache und zweckmäßige Art mit käuflichen und auch mit selbst zusammengestellten Apparaten ohne schwierige theoretische Überlegungen und ohne zu lange und teure Übungszeit zu einem dauernden und gleichmäßigen Erfolg kommen kann.

Handwörterbuch der Naturwissenschaften

Zweite Auflage

Herausgegeben von

R. Dittler — Physiologie
G. Joos — Physik
E. Korschelt — Zoologie
G. Linck — Mineralogie, Geologie
F. Oltmanns — Botanik
K. Schaum — Chemie

Das Handwörterbuch der Naturwissenschaften war in seiner ersten Auflage nach dem Urteil der Presse „eine der großartigsten Unternehmungen auf dem Gebiet der Bibliographie, der Ausdruck einer lückenlosen Wiedergabe der heute geltenden naturwissenschaftlichen Tatsachen und Erfahrungen", „eines der glänzendsten, inhaltreichsten und für das wissenschaftliche Leben bedeutungsvollsten Werke der deutschen Gelehrtenwelt".

Das „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" ist bestimmt für den Naturforscher, für den Lehrer, Studierenden, für den Arzt und Apotheker, für den Techniker und Ingenieur, für Laboratorien, Versuchsanstalten, Bibliotheken, Lesehallen, naturwissenschaftliche Vereine und für jeden Gebildeten, der nach wissenschaftlicher Belehrung im Bereich der Naturwissenschaften sucht.

Die Beiträge sind mit dem Namen des Verfassers unterzeichnet und mit einer großen Anzahl instruktiver Abbildungen ausgestattet; eine kurze Inhaltsübersicht am Anfange jedes Artikels erleichtert das Auffinden bestimmter Fragen und am Schluß wird die Literatur angegeben, mit deren Hilfe auch ein Eindringen in die Spezialprobleme möglich ist. Im Alphabet eingereiht sind ferner Biographien, die bei aller Kürze doch einen genügenden Ueberblick über Leben und Wirken bedeutender Forscher geben. Ein außerordentlich ausführliches und gründlich durchgearbeitetes Sachregister wird ausgiebigste Benutzung und müheloses Auffinden sämtlicher Stellen ermöglichen, in denen ein Gegenstand behandelt oder erwähnt wird.

Die Ausgabe der zweiten Auflage erfolgt in Lieferungen und in Bänden. Die Zahl der Lieferungen wird etwa 95 betragen. Der Preis für jede Lieferung im Umfang von etwa je 128 Seiten (= 8 Bogen) ist Rmk 6.—. Die Anzahl der Bände ist wieder auf 10 festgesetzt. Lieferungen und Bände werden nicht einzeln abgegeben.

Die 10 Bände sollen in rascher Folge nacheinander erscheinen. Mit dem Abschluß der 2. Auflage kann im Laufe des Jahres 1933 gerechnet werden.

Bis Ende Oktober 1931 wurde ausgegeben:

Lieferung 1—9 (= Bd. I vollständig, und Bd. VI, S. 1—128).

Band I. **Abbau — Blut.** X, 1078 S. Rmk 48.—, in Halbleder geb. Rmk 56.—

Ausführlicher Prospekt mit systematischer Inhaltsübersicht kostenfrei.

Ueber die naturwissenschaftlichen Veröffentlichungen
der Verlagsbuchhandlung **Gustav Fischer** in **Jena**
berichten folgende Verzeichnisse:

Verzeichnis naturwissenschaftlicher Werke

Teil I: **Botanik**

Ausgabe 1926 160 Seiten, und Nachtrag (1926—1931) 71 u. 16 Seiten.

Inhalt: 1. Enzyklopädie. Sammlungen und Sammelwerke. Gesammelte Schriften. Kongreß- und Festschriften. Biographien. 2. Lehrbücher und Leitfaden. Anleitungen zu praktischen Arbeiten. 3. Allgemeines. Methodik. Nomenklatur. Mikroskopie und Bakteriologie. 4. Allgemeine Morphologie (Zytologie. Histologie. Organographie. Entwicklungsmechanik). 5. Allgemeine Biologie. Physiologie (Stoffwechsel. Biochemie. Wachstum. Fortpflanzung). 6. Pflanzengeographie und -Oekologie (Verbreitung. Lebensweise. Anpassung). 7. Paläobotanik. 8. Deszendenzlehre (Entwicklung. Abstammung. Vererbung). 9. Spezielle Botanik. Monographien über einzelne Pflanzengruppen. 10. Angewandte Botanik (landwirtschaftliche, forstliche und koloniale Botanik). Agrikulturchemie. 11. Technische Mykologie. Gärungsphysiologie. 12. Pflanzenpathologie. Pflanzenschädlinge. 13. Pharmakognosie. 14. Grenzgebiete. Verschiedenes. 15. Zeitschriften. — Namenverzeichnis. Sachverzeichnis.

Teil II: **Zoologie**

Ausgabe 1929. 330 Seiten

Inhalt: 1. Enzyklopädie (Handwörterbuch der Naturw.) / 2. Sammelwerke: a) Handbücher, Sammlungen; b) Wissenschaftliche Ergebnisse von Forschungsreisen. / 3. Gesamtwerke, Schriften und Verhandlungen gelehrter Gesellschaften, Festschriften. / 4. Lehrbücher der Zoologie, Anleitungen zu praktischen Arbeiten, Wörterbücher. / 5. Cytologie, Histologie (Zellen- und Gewebelehre). / 6. Anatomie, Morphologie. / 7. Ontogenie (Entwicklungsgeschichte), Entwicklungsmechanik. / 8. Phylogenie, Deszendenz- und Vererbungslehre. / 9. Paläozoologie. / 10. Physiologie, Tierpsychologie. / 11. Chorologie, Oekologie (Verbreitung, Lebensweise, Anpassung). / 12. Spezielle Zoologie und Systematik. / 13. Angewandte Zoologie. — Anhang: 14. Theoretische Biologie, Methodologie. / 15. Geschichte der Biologie, Biographien. / 16. Naturphilosophie. / 17. Verschiedenes. / 18. Zeitschriften, Jahresberichte. / Autorenverzeichnis. Sachverzeichnis.

Teil III: **Geologie und Palaeontologie / Geophysik / Mineralogie / Chemie / Physik / Prähistorie und Kulturgeographie**

88 Seiten. 1928

Die Zusendung dieser Verzeichnisse erfolgt kostenfrei durch jede Buchhandlung oder vom Verlag

Man verlange Verzeichnis Nr. 145 und 290 (Botanik), Nr. 231 (Zoologie), Nr. 155 (Geologie usw.)

323. 10. 31. 11. M.

rinde unter den Cephalodien von P. venosa unverändert war. Ich fand bei einigen Exemplaren mehrere epigene Cephalodien, die sich in ihrem Verhalten an P. aphthosa anschlossen. Der Thallus war zwar nicht so weitgehend zerstört, aber von der ursprünglichen Rindenstruktur war wenig mehr zu erkennen.

P. Timkoi besitzt sowohl auf der Ober- wie auf der Unterseite häufig Cephalodien. Die oberen stimmen mit denen von P. aphthosa, die unteren mit denen von P. venosa überein.

Die epigenen Cephalodien von P. nigripunctata hat Bitter (1909, S. 188) beschrieben. Darnach sind die Algen im unteren Teil des Cephalodiums mehr oder weniger entfärbt. Das wäre eine Annäherung an die von Forssell und mir bei P. aphthosa beobachtete Ausnahmeerscheinung. Auch hier werden die Thallusalgen unter dem Cephalodium vollständig aufgelöst.

Solorina Ach.

Untersuchtes Material:

S. saccata (L.) Ach.:

A. Frisches Material aus dem Isartal und den bayerischen Alpen.
B. Dolomiten (Schlerngebiet), leg. Th. Haas.

S. spongiosa (Sm.) Cromb.

S. octospora Arn.:

Münchener Staatsherbar., aus verschiedenen Gegenden.

S. bispora Nyl.:

Pfronten i. Allgäu, leg. M. Meyr (aus dem Staatsherbar.).

S. crocea (L.) Ach.:

Zillertaler Alpen (Schwarzsee).

Auch bei der Gattung Solorina besitzen die fünf bei uns vorkommenden Arten regelmäßig Cephalodien.

Bei S. saccata[1]) und S. bispora[2]) entstehen die Cephalodien auf der Unterseite, stellen aber nicht bloße Thallusanhänge dar wie bei Peltidea venosa, sondern dehnen sich mit der Zeit nach oben in den Thallus hinein aus (s. Fig. 3a), wo die Grünalgenschicht oberhalb des Cephalodiums unterbrochen wird. Es erscheinen dann die Cephalodien als kleine dunkle Flecken auf der grünen Thallusoberseite. Was ich schon für Peltidea aphthosa als wahrscheinlich hinstellte, ist hier ganz eindeutig: Das Verschwinden der Grünalgen in der Nähe des Cepha-

1) Vgl. Forssell, 1883, S. 43.
2) Vgl. Forssell, 1883, S. 47; Winter, 1877, S. 193.

lodiums kann unmöglich durch Lichtmangel erklärt werden. Forssell (1883, S. 43) schreibt, daß die Nostoczellen bisweilen (nach meinen Beobachtungen verschwinden die Thallusalgen immer!) die Grünalgen verdrängen und sich unmittelbar unter der Rinde ausbreiten. Jedoch scheint sich der Vorgang nicht so abzuspielen, daß die Grünalgen einfach durch Blaualgen ersetzt werden. Es fällt auf, daß die Rinde über dem Cephalodium bedeutend dicker ist als im normalen Thallus, ungefähr so dick wie dessen Rinde und Gonidienzone zusammen. Es ist also offenbar oberhalb des Cephalodiums an Stelle der Gonidienzone ein Gewebe mit Rindenstruktur getreten. Um die Frage nach dessen Herkunft zu beantworten, müssen wir uns etwas jüngere Stadien ansehen. Da ist zu beobachten, daß aus den äußeren Teilen des Cephalodiums Hyphen in die Gonidienzone eindringen und daß gleichzeitig die Grünalgen absterben. Diese Hyphen sind besonders dort, wo vertikale Hyphenstränge das Cephalodium durchsetzen, sowie am Rand des Cephalodiums sehr gut zu sehen. Winter (1877, S. 196) hat sie schon beobachtet, er glaubte allerdings, daß sie von der Thallusrinde ausgehend das Cephalodium bildeten: „. . . . es sind dann die das Parenchym der Rinde bildenden Hyphen, welche das Gewebe des Cephalodiums liefern. Aus der Rinde entspringen hie und da Hyphen, teils vereinzelt, meist aber zu mehreren, strangartig verbunden und pseudoparenchymatisch verwachsen, die sich durch das Cephalodium hindurchziehen, in ihm verzweigen und es außen mit einer Art Rinde umgeben." Ein solches Verhalten entspräche der Auffassung Darbishires von den Verhältnissen bei Peltidea aphthosa. Doch läßt sich hier die Unhaltbarkeit dieser Anschauung (daß die in Frage stehenden Hyphen von der Thallusrinde ausgehen) leicht erweisen. Das Gewebe des Cephalodiums hat schon seine charakteristische Struktur, bevor es die Grünalgenzone erreicht hat, und bevor eine direkte Hyphenverbindung zwischen Thallusrinde und Cephalodium hergestellt ist. Man sieht die betreffenden

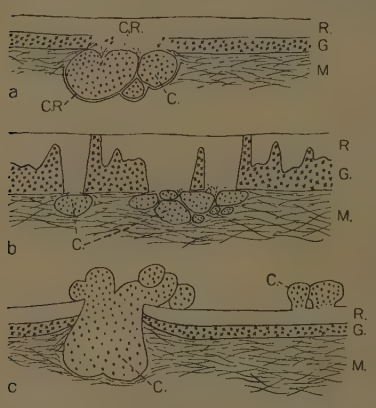

Fig. 3. Solorina. a) S. saccata. b) S. crocea. c) S. bispora. Cephalodien. Schema. C = Cephalodien. CR = Cephalodienrinde. G = Grünalgen. M = Mark. R = Thallusrinde.

Hyphen auch zunächst in die Gonidialschicht, dann erst in die Thallusrinde eindringen. Später nimmt das Gewebe oberhalb des Cephalodiums eine pseudoparenchymatische Rindenstruktur an. Offenbar sind dabei die vom Cephalodium ausgehenden (und also zu ihm gehörigen) Hyphen, wenn nicht ausschließlich, so doch zum großen Teil beteiligt. Es sei darauf hingewiesen (vgl. auch Goebel, 1926, S. 80), daß das Cephalodium auf seiner Unterseite eine deutliche, meist ein- bis dreischichtige, oft aber auch noch dickere pseudoparenchymatische Rinde ausbildet. Forssell hat diese scheinbar übersehen, ich traf sie bei älteren Cephalodien immer an. Wenn wir das Rindengewebe über dem Cephalodium so auffassen, wie es oben getan wurde, dann haben wir hier einen parallelen Fall zu Peltidea aphthosa, deren Cephalodien ja auch rings von einer eigenen Rinde umgeben sind. Daß die Grünalgen des Thallus durch das Cephalodium abgetötet werden, ist hier ganz klar. Ob das nun unmittelbar durch ausgeschiedene Stoffe des Cephalodiums oder seiner Blaualgen geschieht; oder bloß mittelbar durch Nahrungsentzug, das ist natürlich schwer zu entscheiden (wie ich schon oben bei Peltidea anführte). Es ließe sich auch denken, daß die Rindenbildung oberhalb des Cephalodiums den Grünalgen die Lebensmöglichkeit dort abschneidet; allerdings bemerkt man ein Degenerieren der Gonidien schon bevor sich dort ein geschlossenes pseudoparenchymatisches Gewebe entwickelt. Allmählich verschwinden die Grünalgen über dem Cephalodium ganz. Ob die Cephalodienhyphen aus ihnen Nährstoffe gewinnen, kann nicht mit Sicherheit angegeben werden. Jedenfalls ist diese Möglichkeit nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen[1]). Wenigstens ein Teil der abgestorbenen Grünalgenzellen wird aber auch — wie leicht zu beobachten ist — nach außen abgestoßen, wie es Schwendener (1862, S. 6; vgl. auch Fünfstück, 1926, S. 15) von der Rindenerneuerung der Flechten geschildert hat.

Solche Cephalodien, wie sie eben beschrieben wurden und wie sie normalerweise im Solorina-Thallus vorkommen, könnte man allenfalls noch für Organe der Flechte ansprechen. Das ist aber nicht mehr der Fall, wenn die Cephalodien eine weitergehende Entwicklung erfahren, in deren Verlauf sich ihre gallenartige Natur deutlicher offenbart. Solche Bildungen fanden sich bei dem von mir untersuchten Material aus den Dolomiten. Hier hatten eine Anzahl Cephalodien die Gonidienzone

1) Derartige Erscheinungen wurden auch anderweitig vermutet. So beschrieb Elfving (1913, S. 28 u. 34), daß bei Parmelia furfuracea u. Arthonia ratiata Pilzhyphen offenbar durch Ausscheidungen die Gonidien abtöten und wahrscheinlich aus ihnen Nährstoffe gewinnen.

und Rinde des Thallus durchwachsen (s. Fig. 4) und waren dann auf der Oberseite als schwarze Kügelchen hervorgetreten (Fig. 5). Bei dem Präparat der Fig. 4 (Handschnitt) konnte man auch besonders gut die in die Thallusrinde eindringenden Cephalodienhyphen beobachten (s. Fig. 6a). Hier wird niemand — wie es Winter bei den normalen Cephalodien getan hat — auf den Gedanken kommen, diese Hyphen wüchsen von oben nach unten, aus der Thallusrinde in das Cephalodium. Wir haben hier eine Cephalodienentwicklung, wie sie bisher unter den Laubflechten nur bei Lobaria amplissima bekannt war.

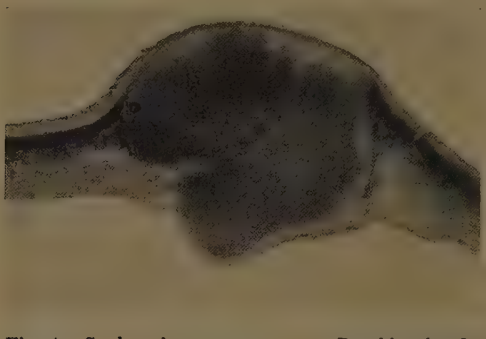

Fig. 4. Solorina saccata. Durchbrechendes Cephalodium. Photographie eines Handschnittes. Vergr. 35 ×.

Eine ähnliche Erscheinung beobachtete ich bei Sol. bispora (s. Fig. 3c links) aus dem Allgäu. Bei diesem Material (ebenso wie bei der S. saccata aus den Dolomiten) fanden sich aber auch noch kleine kugliche, schwarze Cephalodien auf der Oberseite, die nicht von unten durchgebrochen waren (s. Fig. 3c rechts). Oberständige Cephalodien von S. saccata wurden schon mehrmals in der Literatur kurz erwähnt[1]), aber nicht näher beschrieben. Die schematische Abbildung Moreaus (1928, Fig. 49a) läßt nur ihre Lage erkennen. Ich fertigte Hand- und Mikrotomschnitte von solchen Cephalodien an. Dabei zeigte sich, daß

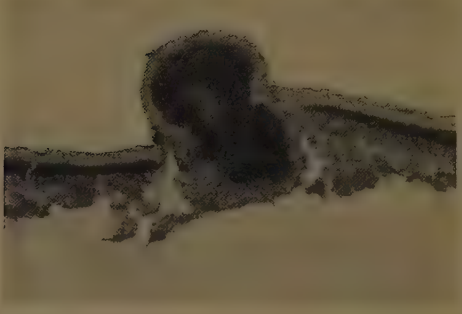

Fig. 5. Solorina saccata. Durchgebrochenes Cephalodium. Photographie eines Handschnittes. Vergr. 35 ×.

1) s. Winter, 1877, S. 199; Forssell, 1883, S. 45; Moreau, 1921b, S. 83; 1928, S. 100.

sie nur teilweise eine unregelmäßige Rinde besaßen, und daß ihre Verbindung mit dem Thallus ziemlich oberflächlich, anscheinend mehr durch Verklebung als durch Verwachsung bedingt war. Einzelne Thallusrindenzellen schienen zwar zum Auswachsen veranlaßt worden zu sein, doch nicht in dem Maße, daß man dadurch die Entstehung dieser Cephalodien hätte erklären können. In vielen Fällen war die Thallusrinde auch ganz unverändert. Da haarartige Auswüchse auf der Oberfläche (wie bei Peltidea) bei Solorina nicht vorkommen, kann man solchen die Bildung der Cephalodien nicht zuschreiben. Es liegt also die Annahme nahe, daß diese Cephalodien nicht an Ort und Stelle entstanden sind, sondern auf irgendeine Weise hierher gelangten und vielleicht durch Unebenheiten festgehalten wurden. Ich fand derartige Cephalodien in der Nähe von solchen Stellen, wo hypogene Cephalodien den Thallus durchbrochen hatten (vgl. Fig. 3 c). Man kann sie sicher als abgelöste Teile von solchen durchgebrochenen Cephalodien ansehen, die dann in der Nähe wieder festhafteten.

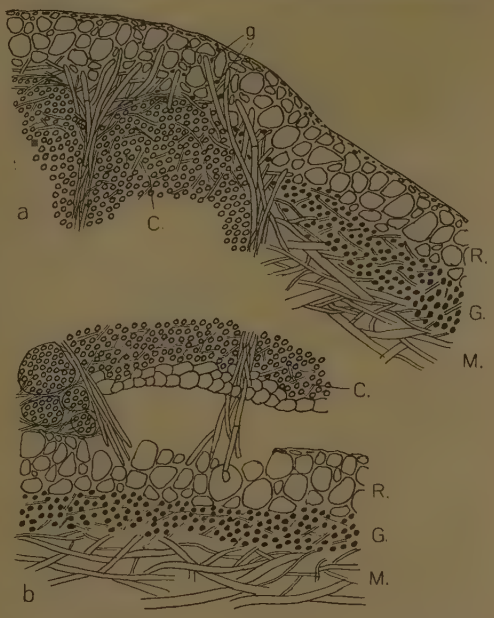

Fig. 6. Solorina. a) S. saccata. b) S. bispora. Schema. C = Cephalodium. G = Grünalgen. g = abgestorbene Grünalgen. M = Mark. R = Thallusrinde. Erklärung im Text.

Bei den untersuchten Exemplaren von S. bispora traten aber stellenweise diese oberständigen Cephalodien so zahlreich auf — auch weiter entfernt von Durchbruchsstellen —, daß man hierfür noch nach einer anderen Erklärung suchen muß. Nun hat S. bispora (vgl. Hue, 1910a, S. 333) ebenso S. spongiosa (s. u.) die Eigentümlichkeit, sogenannte Pseudocephalodien — wie diese Gebilde von Forssell (1883, S. 46; 1884, S. 42) genannt wurden — zu bilden. Damit verhält es sich so, daß der Thallus von Nostockolonien umgeben ist, die von Solorina-

hyphen mehr oder weniger durchwuchert werden. Diese Hyphen stammen zum Teil aus den randlichen Thallusteilen, zum größten Teil aber von keimenden Solorinasporen. Diese Pseudocephalodien[1]) stehen nur in lockerem oder gar keinem Zusammenhang mit dem eigentlichen Thallus, sie haben nur eine undeutliche Rinde und stellen überhaupt keine sehr entwicklungsfähige Gemeinschaft zwischen Pilz und Alge dar (vielleicht gerade wegen des fehlenden Zusammenhangs mit dem Thallus?). Solchen Pseudocephalodien sahen nun manche der genannten oberständigen Cephalodien sehr ähnlich, und es ließe sich denken, daß Pseudocephalodien (etwa durch Regen hingeschwemmt) auf der Thallusoberfläche festgehalten wurden. Bei Mikrotomschnitten durch ein epitrophes Cephalodium bemerkte ich, daß der obere Teil der Thallusrinde unter dem Cephalodium sein festes Gefüge eingebüßt hatte und aufgelockert war, und daß von der Cephalodienunterseite Hyphen ausgingen, die deutlich sichtbar zwischen die Rindenzellen eindrangen (s. Fig. 6b). In einem anderen Fall[2]) war die normale Struktur der Rinde in ihrer ganzen Dicke gestört. Man sah innerhalb der Rinde in vertikaler Richtung gestreckte Zellen, wo sonst nur rundliche Zellen vorhanden sind. Ob das nun umgewandelte Rindenzellen oder unmittelbar vom Cephalodium ausgegangene Hyphen waren, konnte nicht sicher entschieden werden. Auffällig war, daß an solchen Stellen die Grünalgenschicht deutliche Anzeichen einer Degeneration aufwies, während dort, wo die Rinde unverändert oder wenigstens bloß in ihrem oberen Teil angegriffen war, auch die Gonidienzone keine Schwächung zeigte. Manche der oberständigen Cephalodien hatten eine ein- bis mehrschichtige Rinde. Da eine solche den Pseudocephalodien nicht eigentümlich ist, könnte sie vielleicht mit dem epiphytischen (und parasitischen?) Leben dieser Cephalodien in Zusammenhang gebracht werden.

S. spongiosa zeichnet sich durch besonders starke Entwicklung der sogenannten Pseudocephalodien aus[3]). Aber auch auf der Unterseite der Apothezien (die ja im Alter allein vom Thallus übrig bleiben) finden sich Cephalodien als ziemlich lockere Anhänge. Es sei hier auf die schon von Forssell (1883, S. 46) festgestellte Tatsache hingewiesen, daß das Hyphengewebe dieser Cephalodien dichter und reichlicher verzweigt ist als das der Pseudocephalodien. Die Hyphen von

1) Ich behalte diesen Namen bei, da die Bezeichnung Hues (1910a) als céphalodies thalliformes auch nicht glücklich ist.

2) Es handelte sich um ein Cephalodium, das neben der Durchbruchsstelle eines hypogenen Cephalodiums lag.

3) Vgl. Winter, 1877, S. 198; Forssell, 188, S. 46; Hue, 1910a, S. 333.

S. spongiosa haben also die Fähigkeit, unmittelbar (bei der Sporenkeimung) mit Blaualgen eine Lebensgemeinschaft zu bilden (die Pseudocephalodien). Diese Gebilde besitzen jedoch keine großen Entwicklungsmöglichkeiten, während die Cephalodien im Zusammenhang mit dem (Grünalgen enthaltenden) Thallus eine stärkere Entwicklung erfahren.

Bei S. octospora[1]) bilden die Cephalodien auf der Unterseite nur verhältnismäßig lose mit dem Thallus verbundene Anhängsel, etwa vergleichbar mit Cephalodien bei Peltidea venosa. Bei einem Exemplar (Tirol, leg. Arnold) beobachtete ich zwei große (1—1,5 mm ø) Cephalodien, die sich im Mark bis dicht unter die Gonidienzone ausgebreitet hatten. Letztere war an dieser Stelle deutlich geschwächt, ich konnte aber keine Hyphen aus dem Cephalodium in die Algenzone hinein verfolgen.

Eine gesonderte Stellung innerhalb der Gattung nimmt S. crocea ein[2]), schon was den Thallusbau betrifft. Nur ganz in der Nähe des wachsenden Thallusrandes findet sich eine so regelmäßige Anordnung von Rinde, Gonidienschicht und Mark wie bei den übrigen Arten. Bald verzahnt sich die Rinde mit der Grünalgenzone, indem erstere mit ihren dickwandigen Zellen keilförmige Vorsprünge nach unten bildet, während die Grünalgen sich pyramidenartig oft bis nahe oder ganz an die Thallusoberfläche erheben. Es ist nun auffällig, daß die Rindenkeile, die sonst nicht ganz bis zum Grund der Grünalgenzone reichen, diese oberhalb von Cephalodien in breiter Front unterbrechen (Fig. 3b). Wo dies auf Schnitten nicht zu sehen ist, dürfte es sich um junge Stadien oder um seitliche Schnitte handeln. Diese Cephalodien unterscheiden sich in mehrfacher Hinsicht bemerkenswert von den oben beschriebenen Solorina-Cephalodien. Eine Infektion des Thallus durch Nostoc kann nach Moreau (1921b, S. 85) nur unmittelbar am Flechtenrand erfolgen, so daß also die roten Markhyphen der Unterseite auf den Berührungsreiz der Blaualgen nicht reagieren. Vermutlich ist das eine Folge der starken Inkrustierung der Hyphen mit roten Flechtensäuren. Ferner haben die Cephalodien die Eigentümlichkeit, sich in horizontaler Richtung stark auszubreiten, wobei oft mehrere zusammenfließen. Allerdings beobachtete ich sie nie in solcher Ausdehnung, daß man mit Hue (1910a, S. 333) zu der Annahme hätte gelangen können, es seien zwei Gonidienschichten im Thallus vorhanden. Auch Moreau (1921b) hat sich gegen diese Auffassung gewandt. — Nur in älteren

1) Vgl. Winter, 1887, S. 193; Forssell, 1883, S. 48.
2) Vgl. Forssell, 1883, S. 48.

Pflanzenteilen trifft man Cephalodien, deren Struktur einigermaßen mit derjenigen der Cephalodien von S. saccata übereinstimmt, wo also die Blaualgen in einem fein verzweigten, dichten Hyphennetz liegen (vgl. auch Moreau, 1921b, S. 86). Diese Cephalodien grenzen dann oberseits unmittelbar an die dickwandigen, meist senkrecht zur Oberfläche gestreckten Zellen der Rinde. In jüngeren Teilen dagegen liegen kleinere und größere Nostocgruppen, umgeben von einer Gallerthülle, in dem lockeren dünnwandigen Hyphengeflecht unterhalb der Grünalgen. Diese Hyphen dringen auch zwischen und in die einzelnen Blaualgengruppen ein. Auf Mikrotomschnitten ist gut zu beobachten, wie aus dem Pilz-Nostockomplex dünnwandige Hyphen nach oben in das Bereich der Grünalgen vordringen, wo sie bald auf die nach unten auskeilende Rinde treffen und in deren Struktur übergehen. Eine Abtötung der Grünalgen unter dem Einfluß des Cephalodiums konnte ich hier nicht feststellen, sie werden anscheinend durch die Cephalodienhyphen nur zur Seite gedrängt. Diese ganzen Vorgänge scheinen mir verständlicher zu werden, wenn man sie unter dem Gesichtspunkt der allgemeinen Rindenerneuerung betrachtet. Diese erfolgt nach Schwendener (1862, S. 6) bei vielen Laubflechten in der Weise, daß die Rinde von oben her abstirbt und abgestoßen wird, während der obere Teil der Algenzone Rindenstruktur annimmt. Dabei werden Algenzellen (die natürlich absterben) mit in die Rinde eingeschlossen, um später auch nach außen abgestoßen zu werden. Die Algenschicht behält aber ihre Dicke bei, da sie vom Mark her ergänzt wird. Bei S. crocea vollzieht sich dieser Vorgang der Rindenerneuerung nun nicht gleichmäßig überall im Thallus wie bei anderen Flechten, sondern an manchen Stellen ist das Dickenwachstum der Rinde stärker (das sind die Rindenkeile), an manchen dagegen schwächer (das sind die Grünalgenpfeiler). Dort wo sich ein Cephalodium befindet, scheint das Rindenwachstum besonders stark zu sein. Die Grünalgenzone verschwindet hier ganz, und Hyphen, die aus den oberen Teilen des Cephalodiums kommen, beteiligen sich unmittelbar an der Rindenbildung. Es läßt sich das mit dem bei S. saccata oben Gesagten vergleichen. Der Grund hierfür mag vielleicht in einer Hypertrophie der Cephalodienhyphen (gegenüber den mit Grünalgen in Symbiose befindlichen Hyphen) liegen. Wie wir den Vorgang aber auch auffassen, es bleibt die Tatsache bestehen, daß über dem Cephalodium (wie bei S. saccata) die Grünalgenschicht unterbrochen wird. Nun mögen Anhänger der „Organtheorie" hierzu ja sagen, daß die Flechte selbst in ihrem eigensten Interesse für eine solche Unterbrechung sorgen muß, um den (in ihrem

Dienst stehenden) Blaualgen günstige Lebensbedingungen (mehr Licht!) zu verschaffen. Dagegen ist zu sagen, daß die Blaualgen auch ohnedies zu leben vermögen, wie viele hypogene und endotrophe Cephalodien beweisen (z. B. bei Pelt. venosa und Sol. octospora; bei Nephroma und Lobaria werden wir weitere Beispiele finden).

Forssell (1883, S. 49) schreibt, daß er bei S. crocea aus Ostindien nur Blaualgen vorfand, die aber nicht wie in den Cephalodien unserer heimischen Exemplare, sondern wie in einem Peltigerathallus angeordnet waren. Man darf aber hierbei sicher nicht mehr von der gleichen Art reden. Es handelt sich wahrscheinlich um eine Flechtenart, die sich zu S. crocea etwa so verhält wie S. simensis Hochst. (vgl. Forssell, 1883, S. 49; 1884, S. 186) zu S. saccata[1]). Es wäre auch der Fall denkbar, daß der Pilz der indischen Flechte zwar identisch ist mit demjenigen unserer S. crocea, daß aber aus irgendwelchen Gründen (Fehlen der entsprechenden Grünalgen oder dgl.) die Hyphen sich nur mit den Blaualgen vereinigen. Vielleicht kann man diese Symbiose (wie es ja auch bei den Cephalodien der Fall ist) gar keine Fruchtkörper hervorbringen, es sind jedenfalls keine Apothezien davon bekannt geworden.

Nephroma (Ach.) Nyl.

Untersuchtes Material:

N. arcticum (L.) Fr.:

A. Schweden, leg. Dr. E. Knapp.

B. Exemplare aus dem Münchener Staatsherbar.

N. expallidum Nyl.
N. antarcticum Nyl. } Münchener Staatsherbar.
N. analogicum Nyl.

Bei N. arcticum geben sich die Cephalodien auf der Thallusoberseite als hellere, schwache Emporwölbungen zu erkennen, die manchmal mehr als 1 cm Durchmesser haben. Ihr Entstehungsort jedoch ist auf der Unterseite zu suchen (vgl. Forssell, 1883, S. 32 u. Elfing 1913, S. 47). Die Blaualgen dringen im Thallusmark empor und breiten sich unter der Gonidienzone aus, vielfach beobachtet man (wie bei Solorina crocea) ein Zusammenfließen mehrerer Cephalodien. Die Abbildung Forssells (1883, Taf. 1, Fig. 6), in der zwischen Cephalodium und unterer Thallusrinde das unveränderte Markgewebe liegt, kann nur einen seitlichen Schnitt darstellen. Bei einem Schnitt durch die Mitte

1) Nach Zahlbruckner, 1926, S. 188 wurde sie als Solorinina crocoides Nyl. bezeichnet.

lassen sich immer Hyphenbündel (vergleichbar mit dem Stiel eines Hutpilzes) vom Cephalodium aus nach unten verfolgen, die sich vom Thallusmark scharf abheben und senkrecht gegen die Thallusunterseite ausstreichen (s. Fig. 7 a). Die Angabe Forssells, daß das Markgewebe nach dem Durchwandern der Blaualgen seine ursprüngliche Struktur wieder annehme, stimmt also nicht. Forssell hatte überhaupt unklare Vorstellungen über die Art des Vordringens der Algen im Thallus (vgl. 1883, S. 32; 1884, S. 60). Elfing (1913, S. 48) hat dagegen festgestellt und durch Photographien (a. a. O. Taf. 7) belegt, daß die Blaualgen durch Hyphenbündel nach oben geschoben werden[1]). Forssell gibt an, daß bei einem Exemplar aus Grönland die Cephalodien oben und unten von Grünalgen eingeschlossen wurden, während das bei schwedischen Flechten nicht der Fall war. Ich fand auch bei dem zu Eingang dieses Abschnitt unter A. erwähnten Material aus Schweden[2]) (ebenso wie bei Herbarmaterial aus Miquelon) Grünalgen an der Unterseite des Cephalodiums (s. Fig. 7 a), aber diese begrenzten niemals dessen ganze Unterseite, wie es Forssell (1883, Taf. 1, Fig. 6) gezeichnet hat. Ein solches Bild ergibt sich — wie schon gesagt — bei einem seitlichen Schnitt, der den „Stiel" des Cephalodiums nicht getroffen hat. Die Grünalgen greifen nur vom Rand her mehr oder weniger weit unter das Cephalodium hinunter. Diese Verhältnisse kommen dadurch zustande, daß das Cephalodium bei seinem Emporwachsen in die Gonidienschicht einbricht und diese dann bei seinem

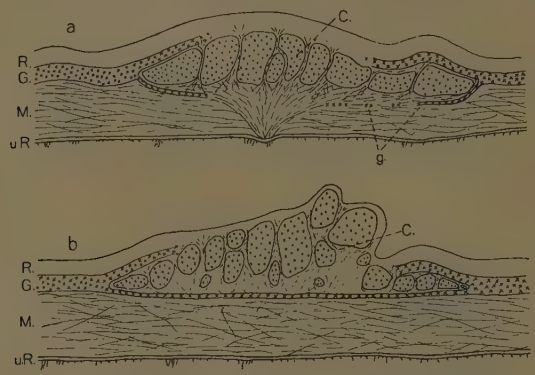

Fig. 7. Nephroma arcticum. a) Normales Cephalodium. b) Durchgebrochenes Cephalodium. Seitlicher Schnitt. Schema. *C* = Cephalodium. *G* = Grünalgen. *g* = Grünalgennester unter dem Cephalodium. *M* = Mark. *R* = Obere Rinde, *uR* = untere Rinde.

1) Derartige „Schiebehyphen" wurden übrigens auch anderwärts beobachtet, vgl. Nienburg, 1926, S. 18, 75 und 93.

2) Allerdings nicht bei den im Staatsherbar befindlichen schwedischen Exemplaren.

seitlichen Ausbreiten spaltet. Die Grünalgen erfreuen sich dabei durchaus keiner ungestörten Fortentwicklung. Vielmehr dringen — besonders in die obere Zone — einzelne Hyphen und ganze Hyphenbündel aus dem Cephalodium ein. Dieser Vorgang hat ein Absterben von Grünalgen und eine Schwächung der Gonidienschicht zur Folge. (Dieser Schwächung ist auch die hellere Färbung des Thallus an den betreffenden Stellen zu verdanken.) Forssell hat schon in seiner mehrfach genannten Abbildung die zwischen die Grünalgen eindringenden Hyphen angedeutet. Oft lassen sich diese Hyphen bis in die Thallusrinde hinein verfolgen. Es ist unmöglich, diese Hyphen durch Auswachsen von Zellen der Rinde oder Gonidienzone sich entstanden zu denken (wie man das bei Solorina saccata getan hat, wo die Verhältnisse ganz ähnlich liegen), da diese Hyphenbündel tief im Innern des Cephalodiums ihren Ursprung nehmen und dann fächerförmig nach oben ausstrahlen. Auch sind sie schon im Cephalodium vorhanden (sie teilen da die Masse der Blaualgen in größere und kleinere Gruppen), bevor sich eine Schwächung und Strukturänderung der Gonidienzone bemerkbar macht (wie leicht gegen den Rand des Cephalodiums hin zu beobachten ist). Über der Mitte besonders großer, alter Cephalodien verschwinden die Grünalgen ganz, an ihre Stelle tritt ein dichtes Plektenchym aus länglichen, vielfach verschlungenen Zellen, das seine Herkunft aus Cephalodienhyphen deutlich zeigt und das nach oben hin allmählich in die Thallusrinde mit ihren rundlichen Zellen übergeht (vgl. das bei Solorina saccata Gesagte!). Auf der Unterseite sind bei diesen alten Cephalodien auch noch weiter gegen die Mitte zu kleinere Gruppen von Grünalgen vorhanden (diese gehen also nicht durch Lichtmangel zugrunde!), da hier vom Cephalodium kein so dichtes rindenartiges Gewebe gebildet wird wie an der Oberseite: Der Angriff des Cephalodiums richtet sich hauptsächlich gegen die darüber befindlichen Thallusteile. Meist sind die Blaualgen mehr in den oberen Teil des Cephalodiums verlagert, sodaß zwischen ihnen und den unteren Grünalgen ein algenfreies Gewebe liegt. Der untere Rand des Cephalodiums tritt jedoch deutlich hervor, kenntlich einerseits durch die Reihe von Grünalgennestern, andererseits durch die verschiedene Struktur des Gewebes (die Hyphen sind im Cephalodium mehr vertikal, im Mark mehr horizontal gerichtet). So erscheint das Cephalodium auch ohne eigene Berindung als ein abgegrenzter Komplex im Flechtenkörper, und man sieht hier besonders deutlich, daß der Einfluß der infizierenden Blaualge sich über den Raum hinaus erstreckt, der unmittelbar von ihr besiedelt wird. Findet nun aber wirklich ein Angriff des Cephalodiums auf den Thallus statt?

Hierfür kann ich einen ähnlichen Beleg erbringen wie oben bei Solorina saccata. Fig. 7b zeigt ein nach oben ausgebrochenes Cephalodium bei einem Herbarexemplar aus dem arktischen Amerika.

Die Cephalodien von N. expallidum schildert Forssell (1883, S. 33) als halbkugelige Ausbuchtungen der Unterseite, von denen oben auf dem Thallus gewöhnlich nichts zu erkennen sei. Bei dem von mir untersuchten Material[1]) hatte sich die Mehrzahl der Cephalodien stärker nach oben zu entwickelt. Dabei war obere Rinde und Gonidenschicht emporgewölbt worden, manchmal um das mehrfache der Thallusstärke. An den Stellen, wo sich die Blaualgen der Gonidienzone näherten und wo das dichtere Gewebe, welches das Cephalodium umkleidete, sich bis in die Grünalgenschicht hinein erstreckte, zeigte letztere eine deutliche Degeneration.

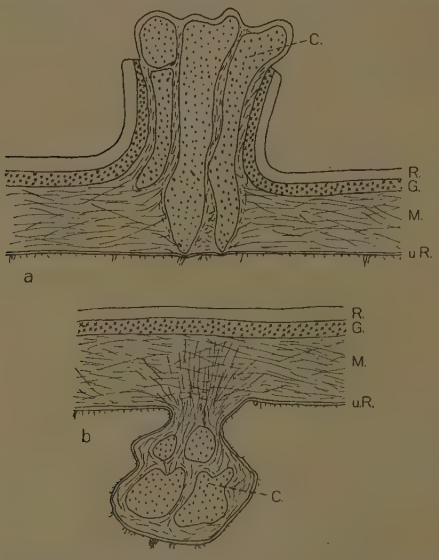

Fig. 8. Nephroma. a) N. antarcticum. Durchgebrochenes Cephalodium. b) N. analogicum. Cephalodium. Schema. C = Cephalodium. G = Grünalgen. M = Mark. R = obere Thallusrinde, uR = untere Rinde.

Die Cephalodien von N. antarcticum (vgl. Forssell, 1883, S. 34) ähneln denen der vorigen Art. Sie rufen bald auf der oberen, bald auf der unteren Thallusfläche eine mehr oder weniger starke Wölbung hervor. Bei einem Exemplar von der Magelhaensstraße (leg. Neger 1897) traf ich einige Cephalodien, welche die Thallusoberseite gesprengt hatten (s. Fig. 8a). Die durchgebrochenen Teile hatten eine eigene pseudoparenchymatische Rinde gebildet, die etwa halb so dick war wie die Thallusrinde.

Bei N. analogicum, über dessen Cephalodien Forssell (1883, S. 35) nur mangelhafte Angaben macht, konnte ich leider keine ausgedehnteren Untersuchungen anstellen, da mir nur ein kleines Stück (Patagonien, leg. Cunningham, 1868) zur Verfügung stand. Bei den

1) Es stammte wie dasjenige Forssells vom Dovre, leg. Norrlin, 1881.

wenigen Cephalodien, die ich schneiden konnte, lagen die Blaualgen in einer etwa 1 mm großen Aussackung der unteren Rinde (Fig. 8b), sie drangen fast nicht in die eigentliche Markzone des Thallus ein. Dagegen konnte man aus dem Cephalodium ungefärbte Hyphen und Hyphenbündel in den Thallus hinein verfolgen, die sich dort mit den horizontal gerichteten und durch Ausscheidungen braun gefärbten Markhyphen kreuzten. Mögen diese Hyphen nun vom Thallus in das Cephalodium hinein oder (was wahrscheinlicher ist) umgekehrt gewachsen sein, sie führen jedenfalls eine innige Verbindung zwischen Thallus und Cephalodium herbei, und vielleicht hängt damit die starke Entwicklung dieser unterständigen Cephalodien (im Gegensatz zu solchen bei Pelt. venosa und Sol. octospora) zusammen.

Zusammenfassend läßt sich über die Gattung Nephroma sagen: Es sind hier nur hypogene Cephalodien bekannt, die normalerweise endotroph leben. Sie verhalten sich ganz ähnlich wie die meisten Cephalodien der Gattung Lobaria (s. nächster Abschnitt), was wohl an den gemeinsamen Besitz einer unteren Thallusrinde liegt. Dagegen weisen Peltidea und Solorina (die eine solche nicht haben) ganz andere Cephalodientypen auf, obwohl sie zusammen mit Nephroma in eine Familie gestellt werden. N. arcticum könnte man in gewisser Hinsicht (horizontale Ausbreitung der Cephalodien und deren Verhalten gegen die Grünalgen) als einen Übergang zum Solorinatyp auffassen.

Lobaria (Schreb.).

Untersuchtes Material:

L. amplissima (Scop.) Leight.:

A. Frisches Material aus Bergen, leg. A. Karlsen.
B. Münchener Staatsherbar.

L. laetevirens (Lght.) Zahlbr.:

Frisches Material aus Bergen, leg. A. Karlsen.

L. linita (Ach.) Rabh.
L. Oregana Tuck.
L. pulmonaria (L.) Hoffm.
} Münchener Staatsherbar.

Diese Gattung kann man nach ihren (hypogenen) Cephalodien in zwei Gruppen teilen: 1. eine solche (die Mehrzahl der Arten umfassend), bei der die Cephalodien normalerweise endotroph sind; und 2. eine kleine, nur wenige Arten einschließende, bei der die Cephalodien den den Thallus durchbrechen und auf der Oberseite merkwürdige strauchartige, oft bis 1 cm große Bildungen hervorrufen. Dabei ist aber zu

beachten, daß die letzteren im Jugendzustand durchaus mit den Cephalodien der 1. Gruppe übereinstimmen, es handelt sich bei den beiden Typen nur um Gradunterschiede in der Entwicklung (vgl. auch Moreau, 1921a, S. 356f.), die sich schwer mit der Ansicht vereinigen lassen, daß die Cephalodien organische Bestandteile der Flechten seien. Diese Gradunterschiede sind sicher auf die verschiedene Reaktionsfähigkeit der Pilzhyphen der einzelnen Lobariaarten bei einer Infektion mit Nostoc zurückzuführen. Es läßt sich also keine scharfe Grenze zwischen den beiden Gruppen ziehen. In der ersten kann man gelegentlich Cephalodien antreffen, die den Thallus durchbrochen haben (wobei allerdings nie solche strauchähnliche Gebilde entstehen), und in der zweiten Gruppe gibt es Cephalodien, denen der Durchbruch nicht geglückt ist und die im Thallus abgestorben sind (vgl. Moreau, 1921a, S. 357 u. 359).

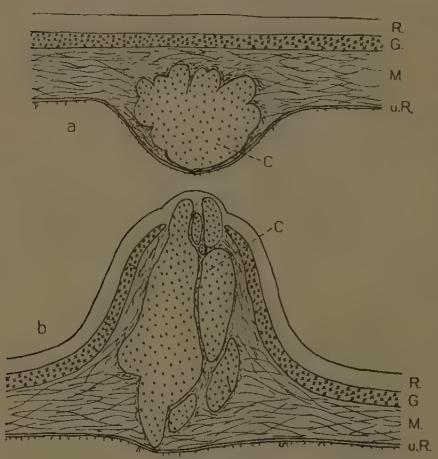

Fig. 9. Lobaria laetevirens. a) Normales Cephalodium. b) Durchgebrochenes Cephalodium. Schema. C = Cephalodium. G = Grünalgen. M = Mark. R = obere Rinde, uR = untere Rinde.

Wir wollen zunächst auf diejenigen Arten einen Blick werfen deren Cephalodien endotroph sind. Forssell (1883, S. 26) zählt 31 auf, die bekanntesten davon sind L. pulmonaria, L. linita und L. laetevirens Lght. (= L. herbacea Huds.). Die meisten sind neuseeländische Flechten. Dazu kommt noch L. Oregana, welche Schneider (1897, S. 58) behandelt hat. Ich untersuchte hauptsächlich L. laetevirens. Die Cephalodien verursachen bei dieser Art meist eine starke Ausbuchtung der Unterseite, gewöhnlich reichen sie etwa bis zur Mitte des Markes im Thallus hinauf (Fig. 9a). Moreau (1921a, S. 348) hat beschrieben, wie sie an der Unterseite entstehen und wie die Blaualgen durch die umgebenden Hyphen nach oben geschoben werden (vgl. Moreau, a. a. O., Fig. 17 u. 18 auf S. 349). Es sind hier die gleichen Verhältnisse, wie wir sie schon bei der Gattung Nephroma angetroffen haben. Die älteren Cephalodien sind stark gelappt — es gilt dies für alle Lobaria-Cephalodien — und außen von Hyphen um-

geben, die der Cephalodienoberfläche parallel verlaufen und sich von den vorwiegend horizontal gerichteten Markhyphen durch geringeren Durchmesser, dünnere Wände und reicheren Inhalt auszeichnen (s. Moreau, 1921a, S. 351). Diese Hyphen müssen ohne Zweifel als zum Cephalodium gehörig betrachtet werden, denn sie verdanken der Einwirkung der Blaualgen ihr Dasein. Man sieht sie auch in breiten Strängen zwischen den einzelnen Lappen des Cephalodiums nach außen verlaufen, wo sie sich dessen Oberfläche anschmiegen. Ich weise deshalb hier auf diese Hyphen besonders hin, weil wir sie später noch zu erwähnen haben werden. Meist sind die älteren Cephalodien nicht mehr vollständig mit lebenden Blaualgen erfüllt, diese sind vielmehr teilweise, manchmal auch in ihrer Gesamtheit, abgestorben. Moreau (1921a, S. 351ff.) hat diesen Vorgang ausführlich geschildert, er führt ihn auf eine Abwehrreaktion der Pilzhyphen gegen die Eindringlinge zurück. Das Absterben beginnt meist in den unteren Teilen des Cephalodiums, kann aber auch die Mitte oder die oberen Teile zuerst treffen. Diese Degeneration, die bei den Lobaria-Cephalodien sehr häufig eintritt, ist ein schlagender Beweis für die Unrichtigkeit der Annahme, die Cephalodien seien Flechtenorgane; denn welcher Organismus tötet seine eigenen Organe? Wir stehen hier eben vor der Tatsache, daß es den Blaualgen nicht gelingt (wie den Grünalgen des Thallus), die Pilzhyphen zu einer dauerhaften und wirklich lebensfähigen Gemeinschaft zu gewinnen. Vielleicht werden bei L. laetevirens (und den anderen hierher gehörigen Arten) alle Cephalodien frühzeitig soweit von der Degeneration betroffen, daß es ihnen nicht mehr gelingt, bis zur Thallusoberfläche emporzudringen oder diese gar zu durchbrechen. D. h., auch diese Regel bleibt nicht ohne Ausnahme. So traf ich z. B. ein Cephalodium, das auf der Thallusoberseite eine schwache Emporwölbung verursacht hatte (was gewönlich nicht der Fall ist). Beim Schnitt zeigte sich, daß das Cephalodium nicht nur bis zur Grünalgenzone emporgedrungen war, sondern daß auch Hyphen aus der Ummantelung des Cephalodiums (vgl. das oben Gesagte!) zwischen die Grünalgen eingedrungen waren und offenbar deren Tod verursacht hatten; manche dieser Hyphen ließen sich sogar bis in die Thallusrinde hinein verfolgen. Letztere hatte sich unter dem Einfluß des Cephalodiums verändert, sie war ungefähr doppelt so dick als gewöhnlich, hatte viel größere Zellen und auf ihrer Oberseite haarartige Auswüchse. — In einem anderen Falle war die Emporwölbung der Thallusoberseite noch viel stärker als in dem eben besprochenen. Ein Schnitt ergab, daß man hier schon von einem Durchbruch des Cephalodiums sprechen

konnte (Fig. 9b). Die Grünalgenschicht war, soweit sie durch das Cephalodium emporgewölbt wurde, größtenteils abgestorben. Dort, wo die Thallusrinde durchbrochen war, hatte das Cephalodium durch dichte Verfilzung und Verwachsung seiner Hyphen eine eigene Rinde gebildet. In der Umgebung der beiden genannten Cephalodien zeigte der Thallus kein gesundes Aussehen, seine Rinde war teilweise schwarz geworden. Wahrscheinlich hatte erst diese Schwächung des Thallus die anormale Entwickung der Cephalodien ermöglicht.

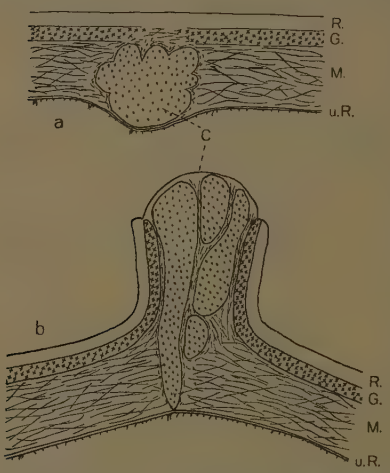

Fig. 10. Lobaria linita. a) Normales Cephalodium. b) Durchgebrochenes Cephalodium. Schema. C = Cephalodium. G = Grünalgen. M = Mark. R = obere Rinde, uR = untere Rinde.

Ähnlich wie bei L. laetevirens verhalten sich die Cephalodien bei den meisten Lobariaarten. Bei L. pulmonaria beobachtete ich oft eine Degeneration und teilweise Unterbrechung der Grünalgenschicht, wenn die Cephalodien ihr zu nahe kamen. Ebenso verhält es sich bei L. linita (Fig. 10a). Die Anatomie der Cephalodien dieser Art schildert Winter (1877, S. 182), er gibt auf seiner Taf. IV das Schema eines Cephalodiums, das als stark berindetes, kugliges Gebilde dem Thallus aufliegt und unten von der („alterierten") Gonidienschicht begrenzt ist. Winter glaubt, daß dieses Cephalodium epigen sei. Forssell hingegen (1883, S. 28, Anm.) bringt es — wohl mit Recht — in Zusammenhang mit einem hypogenen, nach oben durchgedrungenen Cephalodium. Wenn dieser Autor allerdings meist, die Grünalgen hätten sich nachträglich wieder unter dem Cephalodium ausgebreitet, so widerspricht das aller Beobachtung. Ich selbst fand bei Material — welches ebenso wie das von Winter untersuchte in Tirol (am Roßkogel) durch Arnold gesammelt worden war — oberflächliche Cephalodien als große (bis 2 mm) kugelige Auswüchse. Sie waren — wie Fig. 10b zeigt — hypogener Entstehung und hatten den Thallus durchbrochen. Der obere Teil der kuppelartigen Wölbung war nicht mit der ursprünglichen Thallusrinde bedeckt; an dieser Stelle hatten vielmehr aus dem Innern des Cephalodiums kommende Hyphen eine Rinde geschaffen, welche

— im Gegensatz zur Thallusrinde — filzig bekleidet war. Ich möchte darauf hinweisen, daß man bei einem seitlichen, etwas schiefen Schnitt durch ein solches durchgebrochenes Cephalodium wohl ein Bild bekommen könnte, das dem Schema Winters entsprechen würde. Wenn ich auch (mit Forssell) der Meinung bin, daß das von Winter abgebildete Cephalodium hypogen entstanden ist[1]), so sei doch nicht ganz die Möglichkeit seines epigenen Ursprungs bestritten.

Epigene Cephalodien kommen bei Lobaria — bisher wenig beachtet — gar nicht so selten vor. Soweit sie genauer untersucht wurden, entwickeln sie sich aber bei den Lobaria-Arten mit endotrophen Cephalodien hypogenen Ursprungs ebenfalls endotroph. Moreau (1921a, S. 347) erwähnt ein „céphalodie immergée epigène" bei L. pulmenaria. Er stellt dabei eine Veränderung der oberen Thallusrinde und eine Verdrängung der Algenzone fest. Schneider (1897, S. 58) beschreibt epigene Cephalodien bei L. Oregana, das Eindringen der Algen hat er jedoch nicht beobachtet[2]). Ich suchte bei L. pulmonaria und L. Oregana nach epigenen Cephalodien und fand solche häufig neben hypogenen; beide hatten aber immer endotrophen Charakter. Wie die allererste Anlage eines solchen Cephalodiums aussieht, konnte ich leider nicht feststellen. Die Gattung Lobaria hat ja eine glatte Oberrinde, die Cephalodienbildung läßt sich also nicht vergleichen mit der bei Peltidea (s. oben), es müssen die Rindenzellen selbst auf den Reiz der Blaualge ansprechen. Das jüngste Stadium, das ich beobachten konnte, zeigte Gruppen von Blaualgen innerhalb der Thallusrinde, die hier einen kleinen Wulst gebildet hatte (Fig. 11a). Die Grünalgen werden an der Einbruchsstelle verdrängt, sterben aber später, wenn das Cephalodium sich im Thallus vergrößert hat, auch seitlich von der eigentlichen Einbruchsstelle ab (Fig. 12d, bei n). Von dem Entstehungsort aus streichen Hyphen nach unten gegen das Cephalodium, sie bilden auch einen dichten Mantel um dasselbe herum. Die

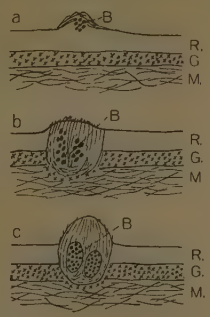

Fig. 11. Lobaria pulmonaria. Junge Stadien epigener Cephalodien. Schema. B = Blaualgen. G = Grünalgen. M = Mark. R = obere Thallusrinde.

1) Winter beschreibt übrigens a. a. O. auch ein Cephalodium, daß die Gonidienzone und obere Rinde stark aufgewölbt, aber noch nicht durchbrochen hatte.

2) Auf seiner Taf. IV, Fig. 2 zeigt er ein Schema mit ektotrophen Cephalodien sowohl auf der Unter- wie auf der Oberseite, äußert sich über dieselben aber nicht im Text.

Verhältnisse sind hier ganz ähnlich, wie sie Moreau (1921a, S. 349) bei den hypogenen Cephalodien geschildert hat.

Besonders interessant sind die Lobaria-Cephalodien durch die Entwicklung, die sie bei L. amplissima (und nach Forssell, 1883, S. 24, noch bei vier anderen Arten) erfahren. Entstehung und Jugendstadien dieser Cephalodien entsprechen ganz den Verhältnissen bei L. laetevirens. Dann aber verursachen sie gewöhnlich keine so starke Ausbuchtung der unteren Rinde — das kommt bei L. ampl. viel seltener vor —, sondern entwickeln sich kräftig nach oben und erreichen, falls sie nicht vorher absterben, die Gonidienschicht. Nun wird diese ebenso wie die Thallusrinde kuppelartig aufgewölbt. Dort wo das Cephalodium in nähere Berührung mit den Grünalgen kommt, sterben diese ab. Nur eine Zeitlang vermögen die oberen Thallusteile den Ausdehnungsbestrebungen des Cephalodiums zu folgen, dann werden sie durchbrochen, und das Cephalodium tritt selbst auf der Oberfläche zutage. Das was oben für L. laetevirens und L. linita (vgl. Fig. 9b u. 10b) als Ausnahmefall hingestellt wurde, tritt hier normalerweise ein. Das Durchbrechen vollzieht sich nicht plötzlich unter Sprengung der Oberrinde, sondern allmählich wachsen immer mehr Hyphen vom Cephalodium in die Rinde hinein und beteiligen sich an deren Aufbau — die Rinde muß ja, der Vergrößerung des Cephalodiums folgend, stark in die Fläche wachsen —, bis schließlich die Rinde nur noch von den Cephalodienhyphen gebildet wird. Die Blaualgen drängen nach (bzw. werden nachgeschoben), und so wächst das Cephalodium regelrecht durch die Thallusrinde hindurch. Es verzweigt sich dann weiterhin (vgl. Fig. 13) zu den bekannten strauchartigen Gebilden, deren Anatomie Forssell (1883, S. 21) und Moreau (1921a, S. 358) beschrieben haben. Oft werden nicht alle Blaualgen in das Cephalodium verlagert, es können größere

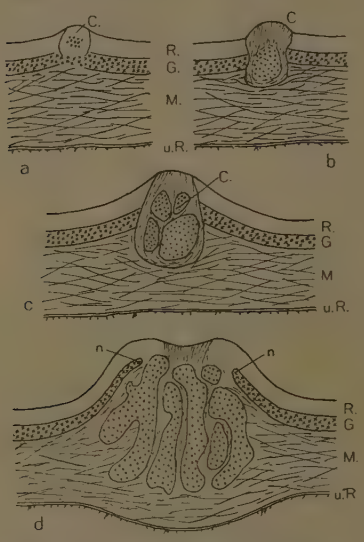

Fig. 12. Lobaria Oregana. Verschiedene Stadien epigener Cephalodien. Schema. C = Cephalodien. G = Grünalgen. M = Mark. n = abgestorbene Grünalgen. R = obere Rinde, uR = untere Rinde.

Gruppen (lebend oder meist tot) im Thallus zurückbleiben. Auch in den oberständigen Cephalodien selbst sind die Algen oft zum Teil abgestorben. Aus älteren Cephalodien sieht man häufig Hyphenbündel nach unten ausstrahlen, die offenbar erst nach dem Durchbruch in den Thallus hineingewachsen sind und sich dort mit den horizontalen Markhyphen kreuzen. Vor den letzteren zeichnen sie sich durch reicheren Inhalt aus, bei Färbung (z. B. mit Gentianaviolett oder Neutralrot) traten sie in Handschnitten oft deutlich hervor. Man darf sie wohl gewissermaßen als Rhizine des Cephalodiums auffassen, die in die Unterlage (d. h. in diesem Falle in den Thallus) hineingewachsen sind und der Versorgung des Cephalodiums mit anorganischen, wenn nicht sogar mit organischen Nährstoffen dienen. Bei großen Cephalodien entstehen meist Risse im Thallus (vielleicht bedingt durch eine Gewebespannung infolge des Dickenwachstums der Cephalodienbasis), die das Cephalodium auf einem Teil seines Basisumfanges vom Thallus lostrennen. Ich traf aber nie völlig vom Thallus losgelöste Cephalodien, immer bestand wenigstens an einer Seite noch eine Verbindung. — Ein Cephalodienzweig, der mit der Thallusrinde in Berührung kommt, kann mit ihr verwachsen, wie Fig. 13 (links) zeigt. Auf dieser Photographie (eines Handschnittes) sieht man unter der Verwachsungsstelle die Grünalgenschicht unterbrochen, und zwar durch vertikale Hyphen, wie eine stärkere Vergrößerung zeigte. Ob das ausgewachsene Thallushyphen oder eingedrungene Cephalodienhyphen waren, ließ sich leider nicht feststellen.

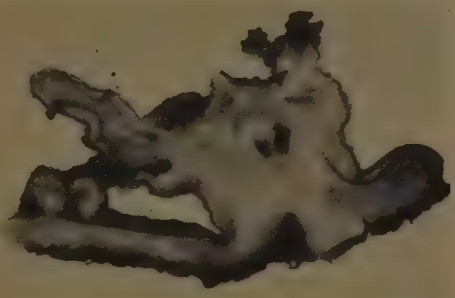

Fig. 13. Lobaria amplissima. Durchgebrochenes Cephalodium. Photographie eines Handschnittes. Vergr. 25 ×.

Auch bei L. amplissima kommen epigene Cephalodien vor. Fig. 14 gibt schematisch einige Stadien wieder, die ich beobachten konnte. Es hat den Anschein, als ob bei dieser Art die epigenen Cephalodien sich nicht endotroph (wie bei L. pulmonaria und linita) entwickeln, sondern (ebenso wie die hypogenen) auf der Thallusoberseite ektotrophe Gebilde verursachen, nachdem sie ein Stück weit in den Thallus eingedrungen sind. Bei manchen dieser oberen Cephalodien hatte ich den Eindruck,

als könnten sie durch Anwachsen und Weiterentwickeln losgebrochener Teilchen der großen, strauchigen Cephalodien entstanden sein. Unter ihnen war die Grünalgenschicht aufgelockert oder gar unterbrochen, und es ließen sich einzelne vertikale Hyphen vom Cephalodium fast bis gegen die untere Rinde verfolgen. Infolge der Seltenheit der oberen Cephalodien konnte ich leider ihre Entstehung, sowie ihr späteres Verhalten gegen den Thallus nicht befriedigend klarlegen. Es wäre sehr wünschenswert, wenn in den Gegenden, wo L. amplissima zu Hause ist, die Flechtenliebhaber dem Vorkommen dieser epigenen Cephalodien einige Aufmerksamkeit schenkten, denn sicher würden sich dabei interessante Beiträge zur Cephalodienfrage gewinnen lassen.

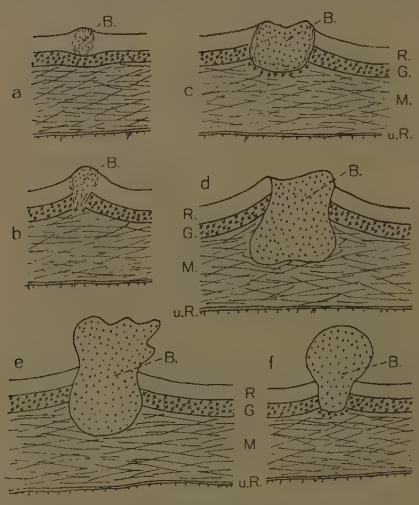

Fig. 14. Lobaria amplissima. Verschiedene Stadien epigener Cephalodien. Schema. B = Blaualgen. G = Grünalgen. M = Mark. R = obere Rinde, uR = untere Rinde.

Auf dem Material, das ich aus Bergen bekommen hatte, waren wohl reichlich Cephalodien, aber keine Apothezien vorhanden. Schon P. A. Michelius (1729, S. 88 u. Tab. 46) hat zwei verschiedene Formen dieser Flechte beschrieben und abgebildet, eine „cum scutellis“ und eine „cum glomeribus absque scutellis“. (Er hatte sie allerdings für männliche und weibliche Individuen gehalten.) Dillenius (1741, S. 198) lehnte diese Auffassung ab und berichtete, daß er Apothezien und „glomulos“ auch auf dem gleichen Exemplar gefunden hätte. — Nylander (1861, S. 97) schreibt, daß die Cephalodien (die er für ein schmarotzendes Leptogium hält) besonders auf den sterilen, seltener auf den fertilen Flechten vorkämen. Es scheint also, als ob der Befall mit Cphalodien die Flechten so schwächt, daß sie nur in geringem Maße oder überhaupt nicht mehr zur Bildung der Fruchtkörper befähigt sind. Bei der Durchsicht des Münchener Herbarmaterials fand ich nur in einigen Fällen spärliche Apothezienbildung auf cephalodienführenden Exemplaren (während sterile Individuen oft dicht mit Apothezien bedeckt waren). Bei mehreren in der

Nähe von Cephalodien stehenden Apothezien konnte ich krankhafte Erscheinungen feststellen: Es waren nur wenige verkümmerte Schläuche im Apothezium ausgebildet, obwohl dieses schon ca. 0,5 cm Durchmesser hatte.

Man findet in der Literatur mehrfach die Angabe[1]), die Cephalodien von L. amplissima könnten selbständig, losgelöst vom Mutterthallus, leben. Wir wollen dieser Frage einen besonderen Abschnitt widmen.

Was ist Dendriscocaulon Nyl.?

Untersuchtes Material:

Dendriscocaulon bolacium Nyl. Tirol (Stuibenfall). Aus dem **Herbar. Arnold (Exs. Nr. 480).**

Bei Zahlbruckner (1926, S. 172) lesen wir: „Dendriscocaulon Nyl in Flora, 1885, S. 299 (Leptogium sect. Dendriscocaulon Mitt. Arg.) ist keine selbständige Flechte, sondern stellt nach Forssell Cephalodien dar, welche in Form korallinischer Gebilde auf dem Lager der Lob. ampl. zur Ausbildung gelangen. Als selbständige Flechte betrachtet, wurde dieses Gebilde Dendriscocaulon umhauense Arn. (Cornicularia umhauensis Aurw.) benannt." Es werden hier zwei Dinge zueinander in Beziehung gesetzt, deren Zusammengehörigkeit gar nicht so klar zutage liegt. Ist denn das (ohne Zweifel selbständig vorkommende) Dendriscocaulon wirklich identisch mit den Lobaria-Cephalodien? Wenn man diese Frage bejahen will, darf man sich nicht auf Forssell berufen. Denn während vor Forssell die Cephalodien von Lob. ampl. von verschiedenen Autoren (Dillenius, 1741, S. 197; Massalongo, 1855, S. 29; Stitzenberger, 1876, S. 194; Nylander, 1876, S, 578; Crombie, 1877, S. 228) für ein schmarotzendes Leptogium bolacinum Ach., Schaer. (= Dendriscocaulon bolacinum Nyl.) angesehen worden waren, lehnt Forssell dies ausdrücklich ab. Er ist ja gerade derjenige, der die Enstehung dieser Gebilde aus den inneren Cephalodien zuerst entdeckt hat, und er schreibt nur (1884, S. 181), daß sie „sowohl hinsichtlich ihrer äußeren Form als auch ihres inneren Baues eine täuschende Ähnlichkeit[2]) zeigen mit feinzerschlitzten Formen von Leptogium lacerum Sw., besonders var. bolacinum Ach.". Noch deutlicher äußert er sich in seiner schwedischen Arbeit (1883, S. 23). Es heißt da (übersetzt): „Dieser Entwicklungsgang, welcher auf jüngeren Teilen des Thallus ziemlich leicht zu beobachten ist, ist vollkommen unvereinbar

1) Vgl. Moreau, 1921a, S. 105: Ces formations peuvent, dit-on, quitter le Ricasolia amplissima, mener une vie autonome.

2) 1883, S. 21 heißt es: „förvillande lika".

mit der Ansicht, daß die buschigen Bildungen auf dem Thallus von Lob. ampl. einem parasitierenden Leptogium zugehören sollen." Trotzdem ist aber auch noch nach Forssell die Gleichheit jener Cephalodien mit der Flechte Dendriscocaulon behauptet worden, z. B. von Hue (1892, S. 134), Crombie (1894, S. 77 u. 275), Harmand (1896, S. 241 u. 1900, S. 93) und endlich auch im Engler-Prantl (Zahlbruckner, 1926). Man berief sich dabei meist auf die wenigsagende Notiz von Nylander (1876, S. 578): „Me indicante in Stzb. Lich. hyperb. p. 6, Leptogium bolacinum declaratur etiam glomerulos efficere Ricasoliae glomuliferae"[1]). — Und wenn wir bei Stitzenberger (1876, S. 194) nachschlagen, so heißt es dort bei der Aufzählung der arktischen Flechten über Leptogium bolacinum nur: „Sine dubio supra Ricasoliam glomuliferam occurit"[2]). So ist also Stitzenberger, der auf Grund der Ähnlichkeit beider Gebilde auf ihre Identität schloß (wohlgemerkt vor Forssells Entdeckung!), der eigentliche Urheber jener Ansicht, die sich dann ohne weitere Prüfung und trotz Forssells gegenteiliger Meinung in der Literatur weiter fortpflanzte.

Es ist nun nicht recht verständlich, daß eine Flechtenart bald freilebend, bald auf einer anderen schmarotzend vorkommen soll. Wenn dies aber doch der Fall wäre, so sollte man annehmen, daß dort, wo Lobaria ampl. mit Cephalodien vorkommt, Dendriscocaulon bolac. auch selbständig gedeiht und umgekehrt, zumal ja von letzterem keine Fruchtkörper bekannt sind und also der Schluß naheliegt, daß das freilebende Dendriscocaulon nur aus losgelösten und weitergewachsenen Lob.-Cephalodien entstanden sei. Ich habe alle mir zugänglicheu floristischen Werke daraufhin durchgesehen und teile im folgenden mit, was ich diesbezüglich fand:

a) Tirol (vgl. Dalla Torre-Sarnthein, S. 77 u. 586): Hier wurde Dendriscocaulon von Heufler (1840, S. 107 u. 112), Auerswald (1869, S. 113) und Arnold (1873, S. 108) in handgroßen Rasen (!) an zwei Stellen im Ötztal gefunden; ferner in Südtirol von Arnold bei Eggenthal an dünnen Fichtenzweigen im Wald gegen den oberen Karersee. — Von Lob. ampl. wurden in ganz Tirol bisher nur zwei sterile Exemplare auf Fichtenstämmen beim Karersee gefunden (s. Kernstock, 1890, S. 341). Dieser Fundort stimmt also mit dem Standort von Dendriscocaulon in Südtirol einigermaßen überein, während dessen bedeutendstes Vorkommen im Ötztal isoliert steht.

1) Ricasolia glomulifera D. N. ist synonym mit der Lob. ampl.

2) Als selbständige Flechte führt Stitzenberger das Leptogium für das arktische Gebiet übrigens nicht an.

b) Schlesien: Stein (1879, S. 368) führt Leptogium tenuissimum Dcks. f. bolacinum Ach.[1]) an. In Schlesien kommt aber Lob. ampl. nicht vor.

c) Schweiz: Stitzenberger (1882, S. 268 u. 518) gibt das Vorkommen von Leptogium bolac. Nyl. „in Helvetia mitiore" und „prope Genf" an. Für Lob. ampl. nennt er einen Standort im Veltlin und zwei in Uri.

d) In der zur Zeit erscheinenden Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz von Migula (Lfg. 16, S. 444) wird die von Zahlbruckner im Engler-Prantl geäußerte Ansicht über Dendriscocaulon übernommen, es wird nur das Tiroler Vorkommen der Flechte (s. oben) erwähnt.

e) Frankreich: Lamy (1878, S. 343) gibt eine Reihe Standortsangaben von Dendriscocaulon und (S. 376) Ricasolia glomulifera im Departement Haute-Vienne. Einer davon (Saint-Léonard) wird bei beiden Flechten angeführt.

Harmand (1900, S. 93) nennt zwei Vorkommen von Dendriscocaulon in Lothringen. An den gleichen Stellen wurde von denselben Sammlern sterile Ricasolia glom. gefunden (1896, S. 241, woselbst auch noch weitere Fundorte der Ricasolia angegeben sind). Es hat den Anschein (wenn es dort auch nicht besonders ausgesprochen wird), daß Dendriscocaulon hier nicht als selbständige Flechte, sondern als „parasite sur le thalle du Ricasolia" gefunden wurde.

f) England: Crombie (1894, S. 77) schreibt, das Dendriscocaulon nur selten und lokal im schottischen Hochland anzutreffen sei. Die Standortsangaben decken sich nur zum Teil mit denen von Lob. ampl. (a. a. O., S. 275).

Weitere genauere Angaben über Dendriscocaulon konnte ich nicht finden. Es ist darauf hinzuweisen, daß Lob. ampl. viel weiter verbreitet ist als Dendriscocaulon, doch wurde das letztere vielleicht oft übersehen oder für etwas anderes gehalten; es wurde jedenfalls öfters unter verschiedenen Synonymen beschrieben (vgl. hierzu Zahlbruckner, 1925, S. 183). Aus der obigen Zusammenstellung (die allerdings sehr ergänzungsbedürftig ist) geht hervor, daß beide Flechten (Dendr. und Lob. ampl.) zwar manchmal in der gleichen Gegend vorkommen, oft aber auch die eine allein ohne die andere. Besonderes Gewicht ist da auf das verhältnismäßig starke Auftreten von Dendriscocaulon im Ötz-

1) Dies ist nach Zahlbruckner, 1925, S. 183, synonym mit Dendriscocaulon bolacinum Nyl.

tal zu legen, das nicht mit einer Lobaria in Zusammenhang gebracht werden kann.

Die Tatsache, daß von unserem Dendriscocaulon keine Apothezien bekannt sind, läßt sich auch nicht beiziehen, um die Identität dieser Flechte mit den Lobaria-Cephalodien zu erweisen. Es bilden zwar die Cephalodien immer eine unfruchtbare Gemeinschaft zwischen Pilz und Alge; andererseits gibt es aber auch noch andere Flechten (vgl. z. B. Nylander, 1876, S. 578), bei denen keine Fruchtkörper gefunden wurden. Übrigens beschreibt neuerdings Vainio (1921, S. 33 u. 1923, S. 43) ein Dendriscocaulon bolacinum (Schaer.) Nyl. var. dendroides Vain. aus Luzon mit Apothezien!

Was nun die vergleichende Anatomie der beiden Gebilde betrifft, so besteht in der Tat eine überraschende Ähnlichkeit, wie ich auf Grund des Arnoldschen Materials (Exs. Nr. 480) feststellen mußte. Die mehrschichtige Rinde, die Lagerung der Blaualgen darunter in größeren und kleineren Gruppen, das Mark in der Mitte, Anlage und Art der Verzweigungen stimmten bei beiden ebenso überein wie die äußere Form[1]). Einen kleinen Unterschied glaubte ich im folgenden feststellen zu können: In den dickeren Verästelungen des Dendriscocaulon liegen die Blaualgen gruppenweise in dem lockeren Mark unterhalb der Rinde, im Cephalodium dagegen in einem besonderen Gewebe von dickeren Hyphen (vgl. Moreau, 1921a, S. 358). Vielfach sind die stärkeren Cephalodienäste auch ganz algenfrei. — Aber selbst, wenn man auf Grund der äußeren Form und Anatomie die Gleichheit beider Gebilde bestätigen müßte, bleibt nicht doch noch ein ganz bedeutender Unterschied, nämlich die Entstehung? Man kann beide doch erst dann für identisch erklären, wenn sie durch Zusammentritt desselben Pilzes mit derselben Alge entstehen. Mit anderen Worten, Dendriscocaulon müßte die artgleichen Hyphen wie Lob. ampl. enthalten, denn die Herleitung der Cephalodien aus dem Lobariathallus ist uns ja bekannt. Aber die Entwicklung des Dendriscocaulon kennen wir nicht. Wenn wir nun annehmen, daß beiden der gleiche Pilz zugrunde liegt, so sind zwei Möglichkeiten denkbar: 1. Es haben sich Cephalodien selbständig gemacht. 2. Die Keimhyphen von Lob. ampl. bauen unmittelbar mit dem (Cephalodien bildenden) Nostoc ein Dendriscocaulon auf. Zu 1. ist zu

1) Von einem Leptogium lacerum, etwa var. lophaeum oder var. fimbricatum, womit Dendriscocaulon in der Literatur identifiziert wurde, unterscheidet es sich beträchtlich, denn Leptogium besitzt in seinem flachen Thallus oben und unten eine einschichtige Rinde und dazwischen ein lockeres Gewebe, in dem Nostoc-Ketten liegen.

bemerken, daß ein solcher Fall nirgends beobachtet wurde. Und Cephalodien auf abgestorbenen Flechtenteilen waren bei dem von mir untersuchten Material ebenfalls tot. Auch bei anderen Flechten wurde nie die Möglichkeit eines selbständigen Lebens der Cephalodien festgestellt (vgl. Goebel, 1926, S. 78). Einwandfrei könnte diese Frage natürlich nur durch langfristige Versuche in der Heimat von Lob. ampl. geklärt werden (da die Flechte sich bei uns nicht kultivieren läßt). Was den 2. Fall betrifft, so wäre er in Parallele zu setzen mit den sogenannten Pseudocephalodien (die oben bei Solorina besprochen wurden). Jedoch sind das sehr primitive Gebilde mit geringer Entwicklungsmöglichkeit, die nur soviel zeigen, daß die Sporenkeimung der betreffenden Grünalgenflechten bei Gegenwart von Blaualgen etwas weiter fortschreitet als ganz ohne Algen. Die Pseudocephalodien sind immer primitiver als die mit dem Thallus verbundenen Cephalodien, Dendriscocaulon dagegen ist eine verhältnismäßig hoch entwickelte Flechte mit stark differenziertem Gewebe. Und wenn dem so wäre, daß Dendriscocaulon sich von der Lobaria ableitet, warum wächst dann im Umkreis der Lobaria nicht auch reichlich Dendriscocaulon? Bei fertilen Individuen wären doch Sporen und Nostoc-Kolonien, bei sterilen Cephalodien, die sich ganz oder teilweise loslösen könnten, genügend vorhanden.

Aus dem Angeführten glaube ich den Schluß ziehen zu dürfen, daß kein genetischer Zusammenhang zwischen Dendriscocaulon und Lobaria besteht, und daß die Identität von Lobaria-Cephalodien und Dendriscocaulon zumindest sehr zweifelhaft ist. Immerhin wäre zu wünschen, daß durch Beobachtungen an beiden Flechten im Freien, vielleicht auch durch Kulturversuche (die aber nur dort Erfolg haben können, wo die Flechte zu Hause ist), weitere Beiträge zur Klärung dieser Frage geleistet werden. Heute kann man nur soviel sicher sagen, daß Dendriscocaulon bolacinum Nyl. eine seltene Flechte ist, deren systematische Einreihung bisher nicht befriedigend durchgeführt ist. Mit den Collemaceen (bei denen sie immer noch anhangsweise angeführt wird) hat sie wohl nicht viel zu tun. Vainio (1923, S. 13) will sie lieber zu den Pannariaceen gestellt sehen.

Krustenflechten.

Untersuchtes Material:

Lecanora gelida (L.) Ach.
Psoroma hypnorum (Hoffm.) Ach. } Münchener Staatsherbar.
Lecidea panaeola Ach.

Wenn wir uns nun zu den Krustenflechten wenden, so sind da die Verhältnisse weniger leicht zu überblicken. Eine Krustenflechte stellt ja keinen so geschlossenen Pflanzenkörper dar, wie wir ihn bei den Laubflechten doch antreffen. Oft löst sich die Kruste in einzelne „Felder" auf, andere Individuen der gleichen oder einer anderen Art werden um- oder gar überwachsen, es herrscht ein beständiger, erbitterter und rücksichtsloser Kampf um den Raum (vgl. hierzu Bitter, 1899, S. 67), und es ist nicht immer leicht mit Sicherheit anzugeben, ob gewisse Hyphen und Thallusteile zu diesem oder jenem Individuum gehören. Besonders kompliziert werden die Verhältnisse, wenn dann noch sogenannte „Flechtenparasiten"[1]) oder cephalodienartige Bildungen hinzukommen. Cephalodien kommen hauptsächlich bei drei Gattungen der Krustenflechten vor, bei Lecanora (Ach.) Th. Fr. (7 Arten)[2]), Lecidea (Ach.) Th. Fr. (4 Arten)[3]) und Psoroma (Ach.) Nyl. (7 Arten)[4]). Wahrscheinlich ist ihre Verbreitung noch größer. Die Beziehungen zwischen Cephalodium und Thallus sind hier nicht leicht zu erfassen. Die primitiven Verhältnisse der Krustenflechten lassen erwarten, daß hier oft „Pseudocephalodien" unabhängig vom Mutterthallus gebildet werden. Forssell (1884) hat solche nachgewiesen bei Psoroma hypnorum Ach., Lecidea panaeola Ach. und Lecidea pallida Th. Fr. Bei manchen cephalodienführenden Krustenflechten (z. B. Lecidea panaeola und Lecanora gelida) ist der Thallus im erwachsenen Zustand „gefeldert", es liegen dann die Cephalodien als dunklere Schuppen zwischen den hellen, grünalgenführenden Thallusteilen. Bei Lecidea panaeola sind die Cephalodien hypogen und durchbrechen den Thallus nach oben hin (vgl. Forssell, 1883, S. 65).

Bei Lecanora gelida entstehen die Cephalodien nach Sernander (1907) als selbständige Gebilde, können aber als solche nur ganz geringe Größe (0,1—0,2 mm) erreichen. Wenn hingegen das „Pseudocephalodium" in die Lage kommt, als Epiphyt auf dem Thallus zu leben, so entwickelt es ganz ansehnliche Schuppen von mehreren Millimetern Durchmesser. Der Vorgang ist nach Sernander folgender: Wenn der Grünalgenthallus mit einem Cephalodium zusammenstößt, so stellt er sein Wachstum an der Berührungsstelle, nicht aber seitlich davon

1) D. s. parasitierende Pilze, die bald als zerstörende Schmarotzer, bald als harmlose „Parasymbionten" (s. Zopf, 1897 u. Kotte, 1909) auftreten.

2) Vgl. Forssell, 1883, S. 51. Hierzu kommen noch zwei Aspicilia-Arten (Hue, 1910b, S. 7 u. 10).

3) Vgl. Forssell, 1883, S. 65; Sernander, 1907.

4) Vgl. Forssell, 1883, S. 55; 1884, S. 187; Nylander, 1868.

ein. Die Folge ist, daß das Cephalodium schließlich rings vom Thallus eingeschlossen wird. Das Cephalodium wächst zwar langsamer als der Thallus, ist aber diesem gegenüber dadurch im Vorteil, daß es auch an den Berührungsstellen weiterwächst und so allmählich Teile der Grünalgenschuppen überwuchert. Diese sterben ab (nach Sernander infolge Lichtmangels), und das Cephalodium entsendet in sie seine Rhizine, es lebt also saprophytisch auf Kosten des Thallus (Sernander, S. 107). Auch mir gelang es nicht, das Eindringen von Cephalodienhyphen in lebende Thallusteile zu beobachten. Das Verhältnis der Grün- und Blaualgen führenden Thallusteile zueinander ist eine „antagonistische Symbiose", beide liegen im Kampf miteinander; das Cephalodium ist meist der Stärkere, die Grünalgenflechte rettet aber ihre Existenz durch rascheres Wachstum (Sernander, S. 107). Der Thallus hat keine Vorteile von der Symbiose (er wird ja an seiner Ausbreitung gehindert und sogar zum Absterben gebracht), wohl aber das Cephalodium, da es, wie schon erwähnt, in seiner Entwicklung stehen bleibt, wenn es nicht vom Thallus eingeschlossen wird (Sernander, S. 110f.). Unter besonderen Umständen (Sernander, S. 106) kann der „Kampf" zugunsten der Grünalgenflechte entschieden werden, diese überwuchert dann das Cephalodium. Solche Fälle (wo das Cephalodium vom Thallus überdeckt ist) mögen wohl auch bei Forssell (1883, S. 51) die Ansicht hervorgerufen haben, daß das Cephalodium auf der Thallusunterseite entstände. Bemerkenswert ist, daß die Thallusschuppen mit Grünalgen untereinander nicht in antagonistischer Symbiose leben, ebensowenig wie die Blaualgenschuppen untereinander (Sernander, S. 110). Wenn zwei Grünalgenschuppen (oder zwei Cephalodien) zusammentreffen, so stellen sie an den Berührungspunkten ihr Wachstum ein. Es ist also das Zusammenleben mit den Blaualgen (Stigonema, Nostoc oder Chroococcus), welches die doch artgleichen Hyphen zu diesem Antagonismus veranlaßt. Auch sonst kommen ja antagonistische Symbiosen zweier Flechten (vgl. Arnold, 1874, S. 82, 88; Malme, 1895; Bitter, 1899, S. 67) und die saprophytische Ausnützung von Flechtenresten durch andere Flechten (vgl. Bitter, 1899, S. 91) vor, aber hier handelt es sich darum, daß die Flechtenhyphen durch ihre Verbindung mit Blaualgen umgestimmt werden gegen die in normaler Symbiose befindlichen Hyphen.

Bei Psoroma hypnorum kommen Cephalodien auch auf der Unterseite der Apothezien vor, die Blaualgen liegen in einem nach unten vorspringenden Wulst der unteren Rinde. Forssell (1883, Taf. II, Fig. 15) gibt eine Zeichnung, bei der das Cephalodium sich durch die ganze untere Rinde hindurch erstreckt bis an die Grünalgenzone, die

an dieser Stelle unterbrochen ist. Ich traf keine so großen Cephalodien an. — Hue (1910b, S. 10) beschreibt Gloeocapsa-Cephalodien bei Aspicilia cupreogrisea (Th. Fr.) Hue und bemerkt, daß oberhalb der im Thallusmark liegenden Cephalodien „vel stratum gonidiale destructum fuit vel angustum et lunatulum remanet et tunc super hoc viget cortex normalis". Beide Fälle lassen sich wohl in Parallele setzen zu dem Verschwinden der Grünalgen oberhalb der Solorina-, Nephroma- oder Lobaria-Cephalodien.

Strauchflechten.

Untersuchtes Material:

Stereocaulon furcatum Th. Fr.
Stereocaulon ramulosum Sw.
Pilophorus acicularis (Ach.) Th. Fr.
} Münchener Staatsherbar.

Zum Schluß wollen wir noch einen Blick auf die Cephalodienbildung bei den Strauchflechten werfen. Nach Forssell (1883, S. 79) sind Cephalodien angetroffen worden bei ca. 30 Stereocaulon-Arten[1]), 2 Pilophorus-Arten, 1 Argopsis[2]) und 1 Sphaerophorus. Die Cephalodien der Strauchflechten haben alle einen gemeinsamen Typ, der von den bisher besprochenen abweicht. Wir wollen ihn in großen Zügen an Hand der Gattung Stereocaulon besprechen. Deren Podetien haben im ausgewachsenen Zustand meist keine zusammenhängende Gonidienschicht und Rinde mehr, beide sind nur in den jüngsten Teilen vorhanden und werden später durch das Dickenwachstum des Markstranges gesprengt (vgl. Forssell, 1883, S. 73). Die Grünalgen liegen dann gruppenweise hier und da in einem lockeren Gewebe um den Markzylinder herum. Daselbst sind oft auch Blaualgen (besonders Stigonema, Scytonema, Nostoc oder Gloeocapsa) anzutreffen. Es kommen alle Übergänge vor zwischen freien Blaualgenkolonien und regelrechten Cephalodien mit eigenen Gewebestrukturen. Oft sind verschiedene Blaualgenarten bei der gleichen Flechte oder sogar im gleichen Cephalodium vorhanden (vgl. Fries, 1866, S. 17; Schwendener, 1869, S. 17, 27, 33; Bornet, 1873, S. 77, 80, 85). Größere Cephalodien sind durch einen Hyphenstrang mit dem Markzylinder verbunden[3]), sie unterscheiden

1) Eine genaue Zahl läßt sich nicht angeben, da man nicht in jedem Falle klar darüber ist, ob man es mit einer Art oder Unterart zu tun hat.

2) Stereocaulon, Pilophorus und Argopsis sind Vertreter der Cladoniaceen.

3) Bornet (1873, S. 85 und Taf. 13, Fig. 8) machte bereits bei Ster. furcatum auf diese Hyphen aufmerksam. Er konnte sie verfolgen „depuis la zone gonidiale normale jusque dans le Stigonema". — Bei Ster. furcatum (leg. Husnot,

sich hierin aber nicht von den normalen, grünalgenführenden Seitenästchen (Phyllokladien) der Flechte. Dieser Leitstrang wird auch bei den Phyllokladien zunächst unabhängig vom Podetienmark angelegt. Bei der Bildung eines solchen seitlichen Organs entsteht zuerst ein Hyphenknäuel, in den die Algen eingebettet sind. Später wird dann innerhalb dieser Anlage ein Hyphenbündel ausgebildet, das in den Hauptstamm hineinwächst und sich dort mit den Markhyphen rechtwinklig kreuzt (s. Schwendener, 1860, S. 66 u. Taf. 7, Fig. 10). Ebenso verhält es sich mit den Cephalodien, die Kreuzung der Hyphen ihres Leitstranges mit denen des Podetienmarkes kann man bei Ster. furcatum und Ster. ramulosum leicht beobachten. Eine Schädigung des Thallus durch die Cephalodien läßt sich nicht feststellen. Dennoch drängt sich gerade hier der Vergleich mit Gallen auf[1]). Fig. 15 gibt ein Habitusbild der Cephalodien von Ster. ramulosum, die 2—3 mm groß werden. Oft entstehen sie an Phyllokladien, nehmen dann deren Spitze ein (weil sie sich stärker entwickeln als jene) und erscheinen mehr oder weniger gestielt (s. Fig. 15, *C.g.*). Fig. 16a zeigt schematisch die Verhältnisse an einem Podetienquerschnitt. Grünalgenzone und Podetienrinde (die bei dieser Art auch an älteren Thallusteilen oft ihren Zusammenhang noch einigermaßen bewahren) reichen ein Stück weit an dem „Cephalodienstiel“ hinauf. Weiter draußen bildet die Cephalodienrinde eine ganz unregelmäßige Tasche, erfüllt mit einem lockeren Hyphengeflecht, in welchem die Blaualgen liegen. Die Struktur der Cephalodienrinde weicht von der Podetienrinde stark ab. Letztere besteht aus verhältnismäßig locker verflochtenen, dicken Hyphen, während die Cephalodienrinde ein dichtes, interstitienloses Gewebe aus feinen Hyphen darstellt.

Fig. 15. Stereocaulon ramulosum. Podetium. Habitusbild. Vergr. 3 ×. *A* = Apothezium. *C* = Cephalodien. *Cg* = „gestieltes“ Cephalodium.

Antillen, 1868) fand ich übrigens auch Nostoc-Cephalodien (bei dieser Art bisher nicht beschrieben) als Wülste auf dem äußeren Hyphengeflecht.

1) Vgl. Reinke, 1895, S. 117.

In der Cephalodienbildung schließen sich Argopsis[1]) und Sphaerophorus[2]) an die Gattung Stereocaulon an.

Die Podetien von Pilophorus sind meist unverzweigt, das krustenähnliche, schuppige Lager ist stärker entwickelt als bei Stereocaulon. Zwischen den Grünalgenschuppen kommen auch Cephalodien als Blaualgenschuppen vor (z. B. bei P. robustus), ähnlich wie es bei den Krustenflechten der Fall ist. Interessante Cephalodien traf ich auf den Podetien von P. acicularis[3]). Das Podetium besteht aus einem hohlen Markzylinder, um den an den älteren Teilen nur noch hier und da Grünalgen in wulstartigen Vorsprüngen liegen. Auf diesen Polstern entwickeln sich oft Cephalodien, die einen dicken Hyphenstrang in das Podetium hineinsenden, wobei die Grünalgen auf die Seite gedrängt werden. Diese Hyphen lassen sich bis an den zentralen Hohlraum verfolgen, sie kreuzen sich rechtwinklig mit den Markhyphen (s. Fig. 16b) und lassen so deutlich ihre Herkunft aus dem Cephalodium erkennen. Wir haben hier dieselben Verhältnisse, wie wir sie schon bei Stereocaulon antrafen. Die (bis 1 mm und mehr) großen Cephalodien sind oft stark zerlappt. Die innere Struktur der (Nostoc enthaltenden) Cephalodien erinnert an Peltidea aphthosa: Die Blaualgen liegen in größeren, von feinen Hyphen durchzogenen Gruppen beisammen, und diese Gruppen werden durch stärkere Hyphenbündel voneinander geschieden.

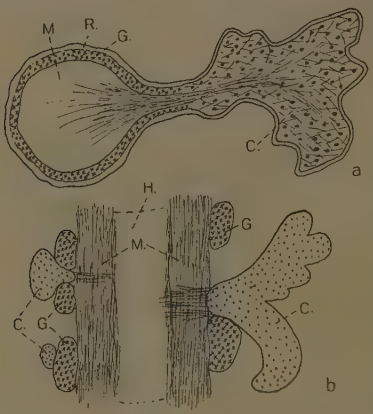

Fig. 16. a) Stereocaulon ramulosum. Querschnitt eines Podetiums mit Cephalodium. b) Pilophorus acicularis. Längsschnitt eines Podetiums. C = Cephalodien. G = Grünalgen. H = Hohlraum. M = Mark. R = Rinde. Schema.

Zusammenfassung und Ausblick.

Forssell meinte auf Grund seiner umfangreichen Untersuchungen (1883, S. 99f.), man könne bei den cephalodienführenden Flechten nichts Krankhaftes finden; im Gegenteil, bei der Cephalodienbildung

1) Vgl. Reinke, 1895, S. 119 und Abb. 50 und 51.

2) Vgl. Nylander, 1869, S. 69; Forssell, 1883, S. 78.

3) Und zwar nicht nur an deren Basis, wo sie Forssell (1883, S. 77) nur gefunden hat.

beförderten Pilz und Alge gegenseitig ihr Wachstum, so daß die Cephalodien, wenn auch nicht als notwendige, so doch als nützliche Teile des Flechtenkörpers zu betrachten seien. (Auf den von Forssell vermuteten Nutzen habe ich in der Einleitung hingewiesen.) Wie die vorangehenden Ausführungen zeigen, ist dem aber nicht so. Fast immer finden sich Anzeichen, daß das normale Gleichgewicht des Flechtenthallus gestört ist. Manchmal scheint das nicht der Fall zu sein, wie z. B. bei Solorina saccata. Hier wird nur die Grünalgenschicht unterbrochen, ein Vorgang, der sich auch zum Nutzen der Gesamtflechte ausdeuten läßt (in der Annahme, das Cephalodium wäre ein Flechtenorgan und käme dadurch in günstigere Arbeitsbedingungen). Aber ich habe oben gezeigt, daß das Verschwinden der Grünalgen die erste Stufe zu einer Durchbrechung des Thallus darstellt, die unter Umständen vor sich gehen kann. Tobler (1925, S. 198) setzt mit Recht die Cephaloidien gewissermaßen als Algenkrankheiten zu den Pilzkrankheiten[1]) in Parallele. Auch der Befall durch schmarotzende Pilze ist ja nicht in allen Fällen gleich verderblich für die betroffene Flechte. So kommt es vor (vgl. Zopf 1897; Kotte 1909), daß der parasitierende Pilz in ein symbiotisches Verhältnis zur Flechtenalge tritt, ohne den Thallus weiter zu schädigen („Parasymbiose"). Ähnlich sahen wir bei Stereocaulon die Blaualgen in einer „Nebensymbiose" mit dem Flechtenpilz leben. Meist aber tritt eine Schädigung des Thallus bei der Cephalodienbildung ein, wie es ja auch bei den Flechtenparasiten meist der Fall ist.

Die Cephalodien setzen sich wie eine gewöhnliche Flechte aus Pilz und Alge zusammen, sie sind aber ein Fremdkörper am bzw. im Thallus, sie bilden diesem gegenüber eine eigene Einheit, die wenigstens teilweise auf Kosten der Mutterflechte lebt (weil sie ja nicht zu einem selbständigem Leben befähigt ist). Manchmal besitzen die Cephalodien einen so stark differenzierten Aufbau, daß man sie für eine besondere Flechte halten könnte (vgl. bei Peltidea aphth. und Lobaria ampl.). Aber auch dann können sie nicht selbständig leben — wenigstens ist etwas Derartiges bisher nicht beobachtet worden —, sondern sind auf den Zusammenhang mit dem Mutterthallus angewiesen. Eine Ausnahme scheinen die sogenannten Pseudocephalodien zu bilden, die direkt aus Keimhyphen und Blaualgen entstehen. Aber diese können nur eine wenig höhere Entwicklungsstufe erreichen als die Keimhyphen allein ganz ohne Algen. Bei den niedrigstehenden Krustenflechten bilden

1) Die durch die sogenannten Flechtenparasiten (vgl. Keißler, 1930) verursacht werden.

die Cephalodien und Pseudocephalodien vielleicht manchmal ein Verbindungsglied zwischen Blaualgen- und Grünalgenflechten (vgl. Forssell, 1883, S. 60 u. 67), aber es ist ja eine allgemein zu beobachtende Erscheinung, daß Grenzen immer mehr verschwinden, je weiter wir die Stufen des Lebensreiches hinabsteigen.

Die Cephalodien lassen sich biologisch vergleichen mit den Flechten, die auf ihren Stammverwandten schmarotzen (vgl. Arnold, 1874, S. 88); hier wie dort haben wir eine „antagonistische Symbiose" zweier Flechtenkomplexe. In beiden Fällen liegen die Verhältnisse manchmal ganz ähnlich. So schildert Malme (1895), wie die Hyphen des Schmarotzers (Lecanora atriseda Nyl.) zunächst in das Mark des Wirtes (Rhizocarpon geographicum L.) eindringen und dann von unten her dessen Gonidienschicht und obere Rinde zerstören. — Morphologisch sind die Cephalodien als eine Art Gallenbildung zu betrachten (vgl. Moreau, 1919, 1921). Gallenartige Erscheinungen können auch durch schmarotzende Pilze hervorgerufen werden (vgl. Keißler, 1930, S. 5, 16ff., 23, 643). Tobler (1911, S. 393) beschreibt hierzu einen sehr lehrreichen Fall: Ein Pilz (Phacopsis vulpina Tul.) verursacht auf einer Flechte (Evernia vulpina L.) gallenartige Veränderungen, wobei er zunächst die Flechtenalgen in seinen Dienst nimmt und die Flechtenhyphen verdrängt (später degenerieren allerdings dann auch die Algen). Bei den Cephalodien verhält es sich gerade umgekehrt: Eine Alge verursacht die Gallenbildung, wobei sie sich der Flechtenhyphen bemächtigt und die Flechtenalgen verdrängt. Das entstehende Gebilde kann den Bau einer neuen Flechte besitzen. Auch hierfür soll ein Parallelfall unter den Flechtenparasiten angeführt werden: Ein Flechtenpilz (von Arthrorhaphis flavovirescens Th. Fr.) keimt auf einer anderen Flechte (Sphyridium spec.), adoptiert deren Algen und bildet mit ihnen zusammen eine neue Flechtengemeinschaft, die auf dem ursprünglichen Flechtenthallus schmarotzt (s. Tobler, 1911, S. 406 und Fünfstück, 1926, S. 21). Ich habe diese Fälle angeführt, um zu zeigen, wie unausgeglichen und veränderlich oft das Gleichgewicht zwischen Pilz und Alge bei den Flechten ist. Und nur von diesem Gesichtspunkt aus lassen sich auch die interessanten Cephalodienbildungen verstehen. Es ist auffällig — Forssell (1884, S. 83) wies schon darauf hin —, daß unter den cephalodienführenden Gattungen sich mehrere befinden, die ganz nahe Verwandte unter den Blaualgenflechten besitzen; so nahe Verwandte, daß man diese mit ihnen früher zu einer einzigen Gattung vereinigt hatte. Die folgende Nebeneinanderstellung soll dies zeigen:

mit Grünalgen:	mit Blaualgen:
Peltidea (Ach.) Nyl.	Peltigera (Willd.) Nyl.
Solorina Ach.	Solorinina Nyl.
Nephroma (Ach.) Nyl.	Nephromium Nyl.
Lobaria Hoffm.	Sticta Schreb. (Stictina Nyl.)
Psoroma (Ach.) Nyl.	Pannaria Del.

Die Hyphen der Blaualgenflechten reagieren bei der Keimung auf die Berührung der Blaualgen, indem sie mit diesen zusammen einen Thallus aufbauen. Da man sicher eine sehr nahe Verwandtschaft zwischen den Hyphen der oben einander gegenübergestellten Gattungen annehmen darf, so ist es nicht verwunderlich, daß auch bei den grünalgenführenden Gattungen die Hyphen sämtlicher Arten bei der Keimung (Pseudocephalodien!) oder im Thallusverband (echte Cephalodien) auf den Berührungsreiz der (in den verwandten Blaualgenflechten enthaltenen) Blaualgen reagieren. Wie jede Gallenbildung, setzt eben auch jedes Cephalodium eine Empfänglichkeit der befallenen Pflanze für den vom Gallenerreger ausgehenden Reiz voraus[1]). Nylander (1869, S. 68) glaubte die Natur der Cephalodien als Flechtenorgane damit beweisen zu können, daß er auf das konstante Vorkommen von Cephalodien bei gewissen Arten (z. B. Peltidea) hinwies und meinte, wenn die Cephalodien krankhafte Erscheinungen wären, so gäbe es überhaupt kein gesundes Peltidea-Exemplar. Das ist aber kein Beweis, denn es gibt wohl auch kaum eine Eiche oder dergl. ohne Insektengallen, und die befallene Art ist deswegen doch nicht ausgestorben[2]).

Für die Auffassung der Flechten als Ganzes können uns die Cephalodien etwas Wichtiges lehren: Die Alge ist durchaus kein nebensächlicher Bestandteil, ein „Sklave" (der nichts zu sagen hat) im Dienste seines Herrn, des Pilzes. Goebel (1926, S. 10) hat darauf hingewiesen, daß die das Funktionieren der Symbiose erst ermöglichenden Einrichtungen (Lufthyphen, Quellhyphen) unter dem Einfluß der Algen entstehen. Moreau (1919, 1921a, 1928) hat die große Bedeutung der Algen für die Morphologie und Anatomie des Thallus hervorgehoben. Und gerade die Cephalodien zeigen uns, wie dieselben Hyphen unter dem Einfluß verschiedener Algen ganz verschiedene Thallusformen auf-

1) Wie die Hyphen auf diesen Reiz antworten, das ist natürlich eine Eigenschaft des Pilzes.

2) Als Beitrag zum Verständnis der Tatsache, daß gerade die Blaualgen Cephalodienbildner sind, sei darauf hingewiesen, daß Blaualgen auch höhere Pflanzen (Anthoceros, Azolla, Blasia, Cycas, Gunnera) infizieren können, teils mit morphogenem Erfolg.

bauen können (z. B. bei Lobaria ampl.), ja, daß sogar Hyphen desselben Individuums zu einem Antagonismus veranlaßt werden.

In der vorliegenden Arbeit versuchte ich — unter Berücksichtigung der gesamten einschlägigen Literatur — den Nachweis von der gallenartigen Natur der sogenannten Flechtencephalodien zu führen. Die Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Universität München ausgeführt. Das untersuchte Material stammte zum Teil aus dem Münchener Staatsherbarium, welches mir Herr Dr. v. Schoenau in großzügiger Weise zur Verfügung stellte. Wichtiges Material wurde mir ferner vermittelt von den Herren Dr. Gyelnik-Budapest, Th. Haas-München, Dr. Knapp-Göttingen, Prof. Dr. R. Nordhagen-Bergen. Ich möchte auch an dieser Stelle allen diesen Herren für ihre Liebenswürdigkeit meinen herzlichsten Dank zum Ausdruck bringen. Mein besonderer Dank gilt Herrn Geheimrat Dr. K. v. Goebel, meinem hochverehrten Lehrer, der meine Untersuchungen veranlaßte und immer mit regster Anteilnahme verfolgte.

Literaturverzeichnis.

Acharius 1803. Methodus Lich. I. Stockholmiae.
— 1810. Lichenographia universalis. Gottingae.
Arnold 1873. Lichenologische Ausflüge in Tirol. Verh. zool.-bot. Ges. Wien.
— 1874. Lichenologische Fragmente. Flora.
Auerswald 1869. Cornicularia (?) umhauensis Awd. nov. sp. Hedwigia, Bd. 7, S. 113.
Babikoff 1878. Du développement des céphalodies sur le thalle du Lichen Peltigera aphthosa Hoffm. — Bull. ac. imp. sc. St. Pétersbourg, Bd. 24, p. 548.
Bitter 1899. Über das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammentreffen ihrer Ränder. Pringsh. Jahrb., Bd. 33.
— 1904. Das Verhalten der oberseitigen Thallusschuppen der Peltigera lepidophora Nyl. — Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 22, S. 251.
— 1909. Peltigera nigripunctata n. sp., eine verkannte Flechte mit heterosymbiontischen Cephalodien. Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 27, S. 186.
Bornet 1873. Recherches sur les gonidies des Lichens. Ann. sc. nat. bot., 5. sér., Bd. 17, p. 45
Crombie 1877. The Lichens of the „Challenger"-Expedition. Journ. of the Linn. Soc. Bot., Bd. 16.
— 1894. A Monographie of Lichens found in Britain. London.
Dalla Torre-Sarnthein 1902. Die Flechten von Tirol. Innsbruck.
Darbishire 1927. Über das Wachstum der Cephalodien von Peltigera aphthosa. Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 45, S. 221.
Dillenius 1741. Historia Muscorum. Oxoniae.
Elfing 1913. Untersuchungen über Flechtengonidien. Acta soc. sc. Fenn., Bd. 44, Heft 2.

Flörke 1819. Deutsche Lichenen. Bd. 4. Rostock.
Forssell 1883. Studier öfver Cephalodierna. Bih. K. Svensk. Vet.-ac. Handl., Bd. 8, Nr. 3.
— 1894. Lichenologische Untersuchungen. Flora. I. Über die Cephalodien, S. 1, 33, 58, 177. II. Über den Bau und die Entwicklung des Thallus bei Lecanora (Psoroma) hypnorum Ach. — S. 187.
Fries, Th. M. 1866. Beiträge zur Kenntnis der sog. Cephalodien bei den Flechten. Flora, S. 17.
Fünfstück 1926. Lichenes. Allgemeiner Teil, in: Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Bd. 8. Leipzig.
Goebel 1926. Ein Beitrag zur Biologie der Flechten. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, Bd. 36.
— 1928. Dito. Bd. 39, S. 207.
Harmand 1896. Catalog. Lich. observ. dans la Lorraine. Bull. soc. sc. Nancy, sér. 2, t. 14, Bd. 31.
— 1900. Dito. Sér. 2, t. 16, Bd. 34.
Heufler u. Stotter 1840. Geognost.-bot. Bemerkungen. Zeitschr. Ferdinandeum Innsbruck, Bd. 6.
Hue 1892. Lich. exot. a Nyl. descript. — Nouv. Arch. Mus. d'hist. nat. Paris, sér. 3, Bd. 4.
— 1900. Lich. extra-europ. Nouv. Arch. Mus. d'hist. nat. Paris, sér. 4, Bd. 2.
— 1904. Description de deux espèces de Lichens et de céphalodies nouvelles. Ann. Assoc. nat. de Levallois-Perret, Bd. 10, p. 31. — Referat im Bot. Zentralbl., Bd. 99 (1905), p. 34.
— 1910(a). Sur la variation des gonidies dans le genre Solorina Ach. — C. r. ac. sc., Bd. 151, p. 332.
— 1910(b). Lichens morphologice et anatomice disposuit. Nouv. Arch. Mus. d'hist. nat. Paris, sér. 5, Bd. 2.
Keißler 1930. Die Flechtenparasiten. Rabenh. Krypt.-Flora. 2. Aufl., Flechten, Bd. 8.
Kernstock 1890. Lichenologische Beiträge. Verh. zool.-bot. Ges. Wien.
Koerber 1855. Systema Lichenum Germaniae. Breslau.
Kotte 1909. Einige neue Fälle von Nebensymbiose. Zentralbl. f. Bakt. II, Bd. 24, S. 74.
Lamy 1878. Lichenes du Mont-Dore et de la Haute-Vienne. Bull. soc. bot. de Fr., Bd. 25.
Linkola 1913. Über die Thallusschuppen bei Peltigera lepidophora. Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 31, S. 52.
— 1920. Kulturen mit Nostoc-Gonidien der Peltigera-Arten. Ann. soc. zool.-bot. Fenn., Vanamo, Bd. 1, S. 23.
Lundström 1887. Pflanzenbiologische Studien II. Nova act. soc. sc. Upsala, Bd. 13.
Malme 1895. Ein Fall antagonistischer Symbiose zweier Flechten. Bot. Zentralbl., Bd. 64, S. 46.
Massalongo 1885. Memorie Lichenografiche. Verona.
Michelius 1729. Nova Plantarum Genera. Florentiae.
Moreau F. et Mme. 1915. Sur la signification biologique des céphalodies des Lichens. Bull. soc. bot. de Fr., Bd. 62, p. 249.

Moreau F. et Mme. 1919. Recherches sur les lichens de la famille des Peltigeracées. Ann. sc. nat. bot., sér. 10, Bd. 1.
— 1920. Les differents aspects de la symbiose chez le Ricasolia herbacea D. N. et le Ricasolia amplissima Leight. — C. r. ac. sc., Bd. 170, p. 1401.
— 1921 (a). Recherches sur les lichens de la famille des Stictacées. Ann. sc. nat. bot., sér. 10, Bd. 3.
— 1921 (b). Les différentes formes de la symbiose lichénique chez le Solorina saccata Ach. et le Solorina crocea Ach. — Rev. gén. Bot., Bd. 33, p. 81.
— 1928. Les Lichens. Paris.
Nienburg 1926. Anatomie der Flechten (Linsbauer, Handb. d. Pflanzenanatomie, 2. Abt., 1. Teil, Bd. 6). Berlin.
Nylander 1861. Lich. Scand. sive Prodomus Lichenogr. Scand. Helsingforsiae.
— 1866. De cephalodiis in Peltidea venosa. Flora, S. 116.
— 1868. Circa cephalodia simul epigena et hypogena. Flora, S. 372.
— 1869. Exemplum cephalodiorum in Sphaerophoro. Flora, S. 68.
— 1876. Add. ad Lichenogr. europ. Flora, S. 578.
— 1877. De gonidiis et eorum formis diversis animadversiones. Flora, S. 353.
— 1885. Add. ad Lichenogr. europ. Flora, S. 299.
Reinke 1895. Abhandlungen über die Flechten. IV. Pringsh. Jahrb., Bd. 28.
Sernander 1907. Om några former för art- och varietetsbildning hos lafvarna. Svensk. bot. Tidskr., Bd. 1, p. 97.
Schneider, Alb. 1897. A Text-Book of General Lichenology. Binghampton N. Y.
Schwendener 1860. Untersuchungen über den Flechtenthallus I. Leipzig.
— 1862. Dito II. München.
— 1869. Die Algentypen der Flechtengonidien. Basel.
Smith 1921. Lichens. Cambridge.
Stein 1879. Flechten ap. Cohn, Kryptogamen-Flora von Schlesien. Breslau.
Stitzenberger 1876. Index lichenum hyperboreorum. Ber. St. Gallen. nat.-wiss. Ges. 1874/75, p. 194.
— 1882. Lichenes Helvetici. Ber. St. Gallen. nat.-wiss. Ges. 1880/81.
Tobler 1911. Über die Beziehungen einiger Flechtenparasiten zum Substrat. Pringsh. Jahrb., Bd. 49, S. 389.
— 1925. Biologie der Flechten. Berlin.
Vainio 1921. Lichenes insularum Philippinarum III. Ann. ac. sc. Fenn., sér. A, Bd. 15, Nr. 6.
— 1923. Dito IV. Bd. 19, Nr. 15.
Winter 1877. Cephalodien von Sticta und Solorina. Flora.
Zahlbruckner 1925. Catalogus lichenum universalis, Bd. 3, p. 183. Leipzig.
— 1926. Lichenes. Spezieller Teil, in: Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 8. Leipzig.
Zopf 1897. Über Nebensymbiose. Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 15, S. 90.

Morphologische Studien an Chiastocaulon Carl, einer neuen Lebermoosgattung.

(Aufgestellt auf **Ch. dendroides Carl = Plagiochila dendroides Nees.**)

Von **H. Carl**, Jena.

Mit 7 Abbildungen im Text.

Bei eingehenden vergleichenden Untersuchungen an der Gattung Plagiochila, durch die versucht werden soll, einen Fortschritt in der systematischen Erfassung dieses schwierigen Riesengenus zu bringen, fiel mir eine Pflanze auf, die zuerst Nees in der Synopsis Hepaticarum als Plagiochila dendroides beschrieben hat. Diese Art zeigt nämlich derartig merkwürdige Verhältnisse in Wachstum und Verzweigung, daß mir ein genaues morphologisches Studium geboten erschien. Und in der Tat hat auch diese Untersuchung eigentümliche Verhältnisse aufgedeckt, wie wir sie vielleicht im Sproßaufbau und in der Organisation einer foliosen Jungermannie nicht wieder antreffen. Im Laufe der Untersuchung stellte sich ferner heraus, daß diese Art nicht bei Plagiochila verbleiben kann, sondern eine eigene, sehr prägnant charakterisierte neue Gattung darstellt.

Ehe ich jedoch auf Einzelheiten eingehe, will ich versuchen, den Eindruck wiederzugeben, den man unmittelbar von der Pflanze bekommt. An einer langen, mit sehr kleinen Blättern besetzten Sproßachse stehen in etwa gleichen Abständen jeweils mehrere kleine Seitenzweige mit gemeinsamem Enstehungsort, also in büscheliger Anhäufung. Diese Seitenzweige tragen andere, größer entwickelte und dichter stehende Blätter als der Hauptsproß. An der Stelle ihres gemeinsamen Ursprungs ist außerdem noch ein einziger, viel längerer, ebenfalls mit reduzierten Blättern versehener flagellenartiger Sproß ohne Verzweigung entwickelt. Die Hauptsproßachse hält wohl im wesentlichen ihre Wuchsrichtung bei, aber erfährt an jeder Insertionszone eines Sproßbüschels, das sich also jeweils aus einer Anzahl von großblättrigen kurzen Zweigen und einem langen „Senkersproß" mit reduzierten Blättern zusammensetzt, einen merklichen Knick. Stephani charakterisiert diese Verzweigungsverhältnisse in seiner Diagnose mit folgenden Worten: „caulis ... ramis

fasciculatim aggregatis curiosissimus, fasciculis remotis in caule repetitis consecutivis, brevirameis, e basi stolones nudos vel minute foliosos proferentibus . . . ." Dieses oben skizzierte Verzweigungsschema, das der Pflanze ein ganz sonderbares Aussehen verleiht, dürfte im System der akrogynen Jungermannien einzigartig dastehen, wie sich vor allem erst bei genauerem Studium der Verhältnisse ergab. Allein schon aus diesem Grunde wäre es unmöglich, diese Art in der Gattung Plagio-

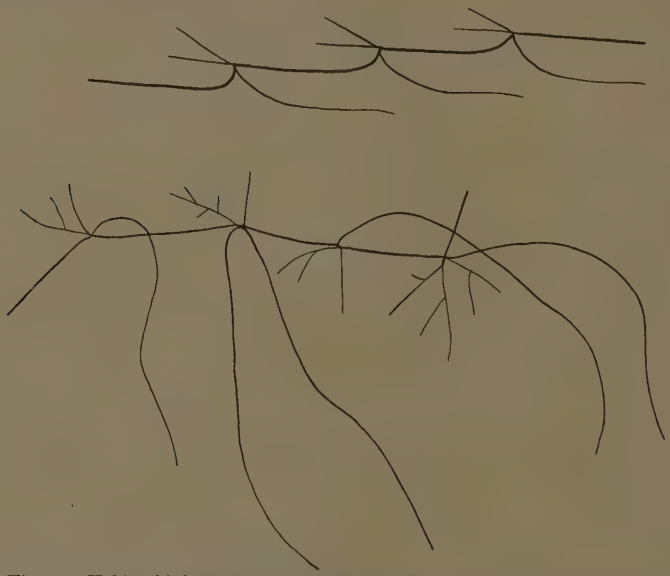

Fig. 1. Habitusbild einer ganzen Pflanze, darüber ihre Verzweigungsart, schematisiert.

chila zu belassen, von der sie sich aber auch durch andere Merkmale noch wesentlich unterscheidet.

Die genauere Untersuchung galt den Verhältnissen der Verzweigung und des Sproßlängenwachstums im besonderen, aber auch dem Bau der Sexualorgane, Amphigastrien usw.

Der rhizomartig kriechende Hauptsproß trägt Niederblätter in entfernter Stellung. Periodenweise gliedert der Vegetationspunkt dieser jeweils ein Stück unverzweigt wachsenden Hauptachse der Pflanze Seitenzweige in büscheliger Anhäufung und mit begrenztem Längenwachstum aus, die sich auch ihrerseits wieder verzweigen können. Diese Verzweigung zeigt nichts Besonderes, sondern verläuft wie jede reguläre

terminale Verzweigung nach dem Frullaniatyp. Der Sproß hätte somit sein weiteres Längenwachstum eingebüßt, da diese normal beblätterten Triebe nach einiger Zeit in ihrer Ausbildung stehen bleiben. Jetzt geschieht etwas ganz Merkwürdiges. Es entsteht nämlich endogen unterhalb der Verzweigungsstelle der Kurztriebe auf der Ventralseite ein neuer Sproß, der nunmehr die Rolle des Hauptsprosses übernimmt, ein Stück ohne Verzweigung weiterwächst und reduzierte, also Niederblätter erzeugt, um darauf wieder zu der oben beschriebenen Verzweigungsart zu schreiten. Die Hauptsproßachse der Pflanze wird demnach dar-

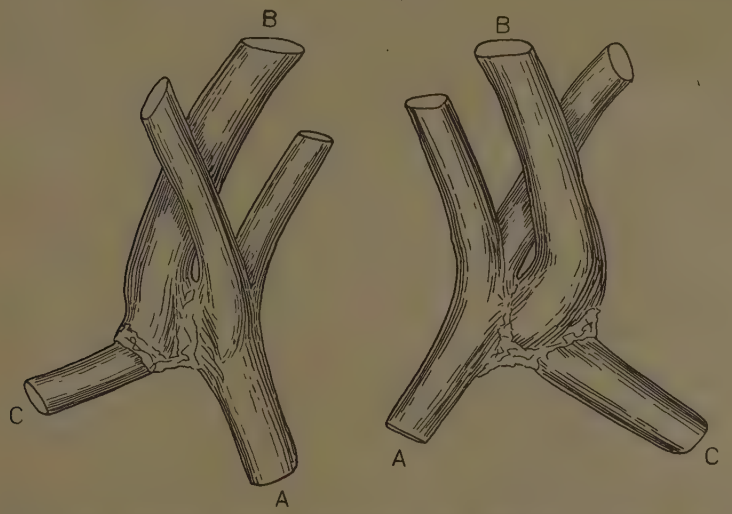

Fig. 2. Eine „normale" Verzweigungsstelle in zwei Ansichten (die Blätter wurden nicht mitgezeichnet). A = alte Hauptachse, B = neue Hauptachse, C = Senkersproß. 24 ×.

gestellt aus einer Anzahl von Sproßstücken, von denen das eine jedesmal „im vorhergehenden steckt", während ihre Vegetationspunkte „blind enden". (Vgl. hierzu Fig. 1, wie die folgenden.)

Die endogene Entstehungsweise wird durch das aufgebrochene Rindengewebe des Muttersprosses gut erkennbar, das den jungen Trieb an dem Entstehungsort scheidig umschließt. Die Entstehung dieses Sprosses, der also die Funktion der Hauptachse übernimmt, könnte so seine Erklärung finden, daß in dem Augenblick genügend „Wuchsstoffe" angehäuft werden können, wenn die normal beblätterten Kurztriebe ihre begrenzte Länge erreicht haben. Jetzt bricht der künftige

Hauptsproß durch die Rinde. Vielleicht darf man annehmen, daß dieser Zustand mit dem Einsetzen einer neuen Vegetationsperiode vorhanden ist, die schließlich in der Hervorbringung der begrenzt wachsenden, die Gametangien tragenden Seitenzweige ihren Abschluß findet.

Es ist noch ein Wort über den Entstehungsort der neuen Hauptsprosse anzufügen. Auffällig ist, daß immer unterhalb einer Auflösung der Sproßachse in Kurztriebe dieser Sproß hervorbricht. Als einen besonders günstig gelegenen Platz muß man diese Sproßregion bezeichnen, auch ohne zu teleologischen Vorstellungen seine Zuflucht zu nehmen. Denn an der Stelle, wo die sproßabwärts wandernden Assimilationsprodukte der Kurztriebe sich gerade vereinigen, entsteht der endogene, neue Hauptsproß, weder weiter oben noch unten am Sproß.

Von der Entstehung eines neuen Hauptsprosses ist korrelativ die Erzeugung eines Flagellentriebes abhängig, der ebenfalls diese Zone einer besonders günstigen Nährstoffzufuhr beansprucht. Wenn auch zuzugeben ist, daß die in ihrer Jugend noch grünen Achsen dieser endogen entstehenden Sprosse assimilationstüchtig sind (die Blätter sind reduziert), ist Stoffzufuhr aus der Pflanze selbst zur Entwicklung natürlich noch nötig. — Diese Flagellensprosse entstehen an jeder Verzweigungszone in Einzahl, ebenfalls endogen und zwar in nächster Nähe des neuen Hauptsprosses. Gewisse Befunde lassen darauf schließen, daß der neue Hauptsproß unmittelbar nach seiner Erhebung aus dem Rindengewebe abermals von sich aus zur Erzeugung eines endogen auf der Ventralseite entstehenden Sprosses, eben des späteren Flagellentriebes, schreitet. Das kann man auch daran erkennen, daß man den Eindruck bekommt, als ob im erwachsenen Zustand dieser Sekundärsprosse dem Muttersproß ein oft sehr kleines gemeinsames Sproßverbindungsstück „aufsitzt", das sich dann — mit scharfem Knick nach unten besonders — gabelt in Haupt- und Flagellensproß. Das ergibt in „Frontansicht" ein etwa H-förmiges Sproßsystem, das sich in der Aufsicht gewöhnlich aus zwei kreuzweise übereinandergelegten Sproßachsen darstellt[1]). — Das genau lokalisierte und an bestimmte Voraussetzungen geknüpfte Vorkommen dieser Sprosse ist etwas Besonderes, man könnte es vielleicht als sonderbar bezeichnen.

Im Anfang sind die Blättchen der neuen Hauptachse wie des „Senkers" durchaus gleich gestaltet, d. h. sie besitzen äußerst weit reduzierte Spreiten, bei denen oft nur noch ein- oder zweizellige Zähnchen

1) Von dieser Eigentümlichkeit hat die Gattung ihren Namen (*χιαστός, τὸ χίασμα*).

auf die ausgesprochene Zweiteiligkeit, die das Kurztriebblatt am Apikalende auszeichnet, hinweisen. Somit lassen sich in unmittelbarer Nähe ihrer Entstehung anatomisch die beiden Sprosse nicht unterscheiden, wenn man die Art der Beblätterung berücksichtigt. Aber auch der Achsenquerschnitt ist der gleiche; der einzige natürlich grundlegende Unterschied besteht in der Orientierungsweise an der Pflanze. Während nämlich der neue Hauptsproß die Wuchsrichtung des vorhergehenden von geringen Winkelunterschieden abgesehen im wesentlichen fortsetzt,

Fig. 3. Übersichtsbild einer Verzweigungsstelle in Vorder- und Rückansicht. (Auf dem rechten Bild verläuft das Sproßsystem: neue Hauptachse + Flagellensproß von links oben nach rechts unten, der dieses kreuzende Sproß wird von der alten Hauptachse + Kurztrieb dargestellt.) 15 ×.

wächst der Senkersproß gerade in entgegengesetzter, wenigstens zunächst genau um 180° verschiedener Richtung, also auf die älteren Sproßteile der Pflanze zu.

Diese ausgesprochene Polarität ist sehr erstaunlich. Ich fand in keinem Falle Abweichungen von dieser Gesetzmäßigkeit. Durch diese Besonderheit, daß sich nämlich die neue Hauptachse geradlinig über ihren Entstehungsort hinweg in den Flagellensproß fortsetzt, kommt der Eindruck zustande, als ob zwei schräg übereinander gelegte Sproßachsen nachträglich verwachsen wären, wobei die eine Achse vom alten Haupt-

sproß und seiner geraden Fortsetzung in die Kurztriebe, die andere von dem neuen Hauptsproß und dem Senkertrieb gebildet wird. — Eine Erklärung für diese Polarität der zwei letzten Sprosse zu geben, dürfte schwer fallen und nur durch Untersuchung geeigneter sehr junger Verzweigungsstadien zu gewinnen sein, was leider das vorliegende Material nicht zuließ. Am wahrscheinlichsten scheint mir noch die Annahme einer rein mechanischen Wirkung, die die Sproßlage des Senkers zwangsläufig bestimmt. Ob vielleicht irgend welche tropistischen Einflüsse dafür verantwortlich zu machen sind? Die Pflanze wächst freilich augenscheinlich nicht aufrecht, sondern kriechend auf dem Substrat; aber sie könnte ja am Substrat aufwärts wachsen, so daß dann doch Geo- und Phototropismus eine Rolle spielen könnten. Diese Frage ist also nur am Standort selbst zu entscheiden.

In der Weiterentwicklung zeigen nun Hauptachse und Senkersproß bald erhebliche Unterschiede. Während nämlich die reduzierten Blätter an letzterem unverändert beibehalten oder noch weiter zurückgebildet werden (womit auch bald eine Verringerung der Sproßdicke einhergeht), werden die Blätter des Hauptsprosses zusehends größer und erreichen in der Nähe der Verzweigung in Kurztriebe schließlich die Länge der Blätter dieser Seitenzweige, ohne freilich ihre entfernte Stellung und abweichende Orientierung am Sproß völlig einzubüßen. In diesem Stadium tritt also Verzweigung ein, neue Kurztriebe entstehen, die den Scheitel des alten Hauptsprosses aufbrauchen, es entsteht ein neuer Hauptsproß usf.

Es ist fast überflüssig zu erwähnen, daß jener eben ausführlich dargestellte Verzweigungsmodus hin und wieder Ausnahmen erfährt. Es kann in seltenen Fällen vorkommen, daß der Hauptsproß nur einen Flagellensproß erzeugt (natürlich endogenen Ursprungs!) und keine Kurztriebe an derselben Stelle; es können auch an einem sonst „normalen“ Verzweigungspunkt statt einem zwei Senkersprosse entstehen (auch bei Pleuroschisma kann man gelegentlich zwei Flagellen an gemeinsamem Entstehungsort antreffen); schließlich kann auch die Bildung von „Flagellen“ in manchen Fällen ganz unterbleiben, obwohl normale Kurztriebe und an ihrem Verzweigungspunkt eine neue Hauptachse zur Entwicklung kommen. Aber die oben beschriebene Verzweigungsart ist durchaus die „normale“ und in weitaus den meisten Fällen gewahrt.

Es mag auch noch anhangsweise erwähnt werden, daß diese endogen entstehenden Sprosse, ähnlich wie wir es von Jugendstadien aber auch von den ersten Segmentumläufen anderer Verzweigungsweisen kennen, Unregelmäßigkeiten zeigen können in der Ausbildung der ersten Seg-

mente. Ich habe an dieser Stelle z. B. flächig entwickelte Amphigastrien angetroffen.

Es liegt nahe, wenn man von Flagellenbildung bei akrogynen Jungermannien spricht, auf die Verhältnisse von Mastigobryum hinzuweisen und sie mit den unseren zu vergleichen. Wenn man mit Goebel die Flagellen als „Sprosse mit dünnen, langen Sproßachsen und reduzierten Blättern" definiert, wird man sich fragen, ob auch die meist sehr kräftigen Senkersprosse unserer Gattung diesem Sammelbegriff zugehören, um so mehr, als sie beträchtliche Längen erreichen können. Und trotzdem liegen hier morphologisch gleiche Gebilde vor. Wichtig nämlich bei einer Charakterisierung dieser Art von Sproßausbildung scheint mir die Tatsache, daß Flagellensprosse stets von der Insertion (bzw. von der Stelle, wo sie reduzierte Blätter bekommen) bis zum Ende Niederblätter tragen, ohne irgendwann zur normalen Beblätterung zurückzukehren, daß sie begrenzt wachsen und daß, wenn schon Verzweigung auftritt (was selten geschieht), auch die Seitensprosse reduzierte Blätter besitzen. Freilich weicht ein Flagellensproß von Mastigobryum im äußeren Aussehen erheblich von einem „Senker" unserer Gattung ab. Bei Mastigobryum haben wir diese im Vergleich zu Sproßachsendicke sehr dünnen Flagellenästchen, die, nebenbei bemerkt, ein noch flächig ausgebildetes Amphigastrium tragen, bei unserem Genus Senkersprosse, die in der Nähe ihrer Entstehung sich in nichts von der Hauptachse unterscheiden. Aber der Ort der Entstehung ist der gleiche wie bei Mastigobryum, d. h. die ventralen Sproßflanke. — Goebel hat mit Recht die Flagellen von Mastigobryum mit der schief aufsteigenden Wuchsform der Pflanze in Zusammenhang gebracht und in ihrer Funktion mit den allerdings

Fig. 4. Teil eines Flagellensprosses, von der Ventralseite gesehen. Ein Amphigastrium ist sichtbar, an den Insertionen der Niederblätter entspringen Rhizoiden. 100 ×.

exogen entstehenden Wurzelträgern von Selaginella verglichen. Daß Chiastocaulon eine ähnliche Wuchsform hat, erscheint mir sehr unwahrscheinlich. Dagegen spricht vor allem die Heterophyllie von Hauptachse und Kurztrieben und die Verteilung der in der Hauptsache assimilierenden Blätter (der Kurztriebe nämlich). Wir kommen den Verhältnissen am nächsten, wenn wir annehmen, daß die Hauptsproßachse auf dem Boden kriechend fortwächst. Oft fand ich die Pflanzen in den Konvoluten dicht in einen Teppich anderer Lebermoose (Lejeuneen, Lepidozien usw.) verwebt, ein Zeichen dafür, wie gut die Flagellensprosse die Pflanze auf der Unterlage verankern. Wir könnten also demnach die Hauptsproßachse auch als Rhizomsproß ansprechen. Wir sind im allgemeinen gewohnt, daß dem Rhizomsproß die sekundären Hauptsprosse entspringen, an denen dann wieder Seitenzweige, eventuell begrenzten Wachstums, entstehen können. Unsere Pflanze macht hiervon eine Ausnahme. — Die Kurztriebe an den Bündelverzweigungen stehen steif nach allen Seiten ab und heben so ihre Assimilationsflächen ein Stück weit über das Substrat. — Genau wie wir also schräg aufwärts wachsende beblätterte Lebermoose kennen mit und ohne Flagellenbildung, gibt es auch dem Boden angeschmiegte Formen mit und ohne derartige umgebildete Sprosse.

Die Senkertriebe zeigen im genaueren Bau weitere Besonderheiten. Es können an ihnen auch Rhizoiden auftreten, aber keineswegs regellos oder etwa auf die ventrale Sproßhälfte beschränkt, sondern streng lokalisiert, wie wir es etwa von Syzygiella, Haplozia u. a. kennen. Die Rhizoiden kommen nur an den Rückseiten der Insertionen der Niederblätter vor (Fig. 4). Außerhalb dieser streng begrenzten Sproßzone habe ich nie Rhizoiden angetroffen. Sie stehen an dieser Stelle gewöhnlich nur in geringer Zahl, manchmal lösen sie sich schon nach kurzem Längenwachstum in fingerartige Ausstülpungen auf, um so den Sproß der Unterlage fest anzuheften. Auffällig ist, daß die Rhizoidbildung wenig häufig auftritt und in der Hauptsache auf die terminale Zone des „Senkers" beschränkt bleibt.

Die Flagellentriebe wachsen, wie der Hauptsproß auch, natürlich mit dreischneidiger Scheitelzelle. Das ventrale Blattsegment liefert bei beiden Sproßgattungen nur einen mehrzelligen Zellfaden, von dem wenigstens die Sockelzelle noch fast immer auch an älteren Sproßteilen anzutreffen ist; oft sind auch zwei oder drei Zellen noch vorhanden, während die Schleimpapille recht frühzeitig vertrocknet. Obgleich die Seitenblätter in oben beschriebener Weise reduziert worden sind, ist die Ausgliederung des ventralen Segments weniger zurückgeblieben, es sei denn, daß der „Amphigastrialfaden", der an Kurztrieben bis sieben Zellen lang werden

kann, aus einigen Zellen weniger besteht. Eine weitere Reduktion des Amphigastriums wäre immer noch möglich. Der nächste Schritt der Rückbildung — ehe überhaupt jegliche Ausgliederung dieses Segments unterbleibt — würde in der Ausdifferenzierung einer einzigen Zelle, einer Schleimpapille, bestehen. Dieser Zustand wird aber hier nicht erreicht. Fig. 5 zeigt zwei erwachsene Amphigastrien eines Kurztriebes.

Von den Systematikern ist aus begreiflichen Gründen auf diese Verhältnisse oft wenig Wert gelegt worden. Es gibt viele Artdiagnosen aus verschiedenen Gattungen, in denen „amphigastria nulla“ oder überhaupt nichts über die ventralen, von den Scheitelteilungen abhängigen Sproßanhängsel bemerkt ist, obgleich zweifellos zu einer guten Art- und Gattungsdiagnose auch eine genaue Angabe über diese Merkmale gehört. Es wird natürlich gern zugegeben, daß Feststellungen dieser Art mehr dem Morphologen von Interesse sein und bei Bestimmungen unbekannter Moosproben kaum eine wesentliche Rolle spielen dürften. In diesem Zusammenhang mag vielleicht erwähnt sein, daß sich, soweit meine Beobachtungen reichen, alle Syzygiellen, Plagiochilen und Jamesoniellen durch den Besitz von ventralen Anhängseln, von denen je eines jeweils zu einem Blattpaar gehört, — an den vegetativen Sproßteilen — auszeichnen, die sich wenigstens über den Zustand einer Schleimpapille erheben, oft sogar recht ansehnlich sich entwickeln. Ich werde a. a. O. Gelegenheit haben, auf diese Verhältnisse noch näher einzugehen.

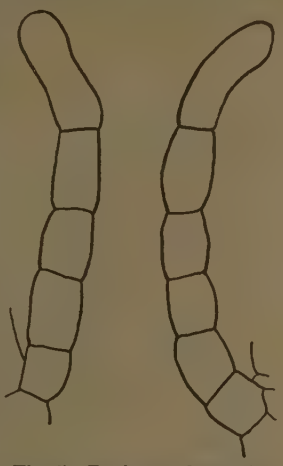

Fig. 5. Zwei erwachsene Amphigastrien eines Kurztriebes. 630×.

Es ist vielleicht noch ein Wort über die Heterophyllie von Haupt- und Senkersproß einerseits und den Kurztrieben andererseits am Platze. Daß ein Flagellensproß Niederblätter hervorbringt, ist die Voraussetzung dafür, daß wir ihn als solchen bezeichnen. Aber der Blattdimorphismus zwischen den beiden anderen Sproßelementen ist immerhin bemerkenswert. Einmal sind an der Hauptsproßachse Niederblätter in sehr entfernter Stellung vorhanden — aus diesem Grunde sprachen wir auch von einem Rhizomsproß —, dann aber sind auch diese Blätter zur Sproßachse anders orientiert. Während die Kurztriebblätter etwa in einer Ebene, die man durch die beiden Sproßflanken legen müßte,

sich anordnen, sind die muschelförmig gebogenen Niederblätter mit ihrer gesamten Lamina der Sproßachse zugekehrt. Man könnte einwenden, daß diese in ihrem Wachstum frühzeitig gehemmten Blattorgane bei Weiterentwicklung eine den Kurztriebblättern weitgehend angenäherte Orientierung am Sproß einnehmen würden. Das ist indes nicht der Fall. Ich erwähnte schon, daß die Niederblätter kurz vor einer „normalen" Verzweigung an Größe zunehmen und blattartiger werden. Aber auch jetzt behalten sie ihre Stellung am Sproß bei, ohne daß die Blattspreiten in die Sproßflankenebene rücken und sich wie die Kurztriebblätter gegenseitig leicht mit den Rändern berühren.

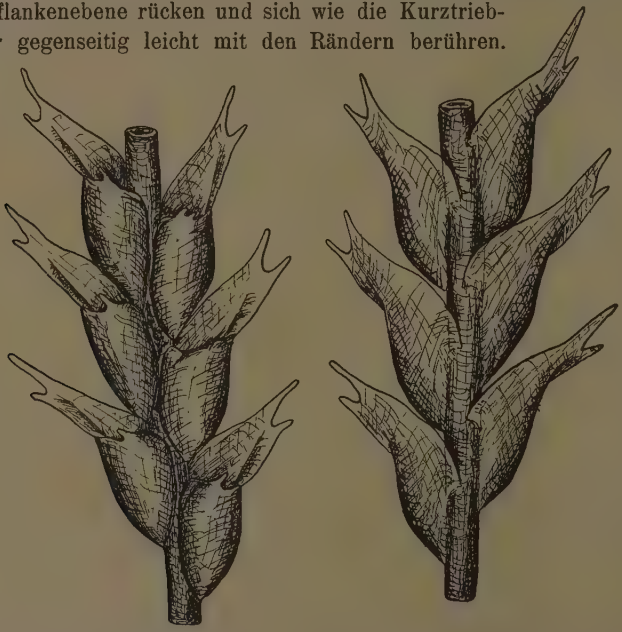

Fig. 6. Teil eines Antheridienstandes, von der Ventral- und Dorsalseite gesehen. 48 ×.

Beiderlei Sexualorgane entwickeln sich an den Kurztrieben, denen auch, wie schon erwähnt, in der Hauptsache das Assimilationsgeschäft zukommt. Auch die Hervorbringung von Gametangien ändert nichts an ihrem begrenzten Wachstum. Wenn auch die Perianthien von Innovationen übergipfelt sein können, so bleiben doch auch diese jüngsten Sproßauszweigungen klein. Nie fand ich auch sonst einen Kurztrieb „zufällig" etwa mit langer Sproßachse vor und in seiner Funktion zu einem Hauptsproß geworden, was sich vielleicht experimentell wird erzwingen lassen.

Die Antheridienstände sind, wie wir es etwa von Plagiochila-Arten kennen, zu langen ährenartigen Sprößchen entwickelt. Ich fand in einem Falle, daß überhaupt sämtliche an einer Verzweigungsstelle auftretenden Kurztriebe gleich von Anfang an Brakteen trugen und bis zu 15 Blattpaaren lang und noch länger waren. Oft tritt erst nach einer kurzen sterilen Zone Gametangienbildung ein, oder manche Kurztriebe desselben Bündels entwickeln sich überhaupt nur rein vegetativ. Die Randdifferenzierung der Brakteen ist im wesentlichen die gleiche wie die der gewöhnlichen Seitenblätter, d. h. ihre Apikalenden laufen regelmäßig in zwei gewöhnlich sogar lange Blattzähne aus. Es gibt ja bekanntlich auch Fälle von Dimorphismus in der Gliederung von „Hochblättern“ und normalen Seitenblättern. — Die Antheridienähren, die, wie erwähnt, sich aus sehr vielen Brakteenpaaren zusammensetzen können, besitzen denen der vegetativen Sproßregion durchaus gleichende Amphigastrien. Das ist nicht überflüssig zu erwähnen, seit durch Goebel bei Drepanolejeunea Thwaitesiana abweichende Verhältnisse bekannt wurden. — Die dorsalen Blatthälften der ziemlich entfernt stehenden Brakteen sind sehr schön zu hohlen Gefäßen für die Antheridien umgebildet; ich fand meist nur eines in einer Brakteenachsel. Auch sind sie langgestreckt und von einer Form, wie wir sie etwa von dem Blattunterlappen mancher Lejeuneen kennen, wenn wir überhaupt diese entwicklungsgeschichtlich verschiedenen, jedoch funktionell gleichen Gebilde vergleichen dürfen. Diese dorsalen sackförmigen Blattausbauchungen tragen am offenen Rand meist ein Blattzähnchen (Fig. 6).

Das Perianth kommt insofern einem Plagiochila-Perianth gleich, als es flachgedrückt ist und sich vor allem aus den Segmentanteilen der Flanken aufbaut. Erwähnenswert ist der mehr oder weniger deutlich doppeltgezähnte Perianthsaum. Jugendliche Perianthien zeigen, daß beide Arten der Saumausgliederung — die zipfel- und zahnförmigen Aussprossungen — etwa gleichzeitig angelegt werden und durch bevorzugtes Wachstum einiger dieser Zähne die Zipfel zustandekommen, an denen eben noch häufig die auf einer früheren Entwicklungsstufe stehenbleibenden diesen benachbarten Blattzähne an den Flanken ein Stück weit mit hochgenommen werden. So kommt schließlich dieses doppelt gezähnte Perianth zustande, dem wir auch in anderen Verwandtschaftskreisen, z. B. in der Gattung Plagiochila, wieder begegnen. Ich erinnere hier etwa an P. gymnoclada und ähnliche Typen. — Daß der Entwicklungszustand des Perianths zur Zeit der Archegonreife etwa der gleiche ist, wie ich ihn auch bei manchen Plagiochila-Arten antraf, daß nämlich das Perianth die Länge der sich eben öffnenden Archegonien er-

reicht hat, will ich nur beiläufig erwähnen (vgl. Fig. 7). Von einem kielartigen Perianthanhang, wie ihn Stephani in den Icones abbildet, konnte ich bei meinen Exemplaren nichts bemerken.

Nach diesen morphologischen Schilderungen möchte ich noch ein paar Worte über die unserer Art unmittelbar verwandten Spezies und ihre Verbreitung, wie schließlich eine kurze systematische und phylogenetische Betrachtung anfügen.

Plagiochila Burgeffiana Herzog in herb., die man mit dieser Art auf Grund ihres ähnlichen Blattzuschnitts und Zellbaus zusammenstellen könnte, besitzt nicht diesen eigenartigen Modus der Verzweigung. Dieser tiefgehende Unterschied rückt beide Arten in ihrer systematischen Stellung weit auseinander. Eine derartige Konvergenz der Blattausbildung ist ja auch weiter nicht erstaunlich, wenn man sich die zweizellige Anlage und vielleicht die Blätter von Lophocolea, Chiloscyphus usw. vor Augen hält. Auch Plagiochila capillaris Schffn. und andere Arten desselben Genus entfernt das seltsame Verzweigungsschema von Chiastocaulon dendroides aus dieser Verwandtschaft. Hingegen rechne ich zu dem Formenkreis dieser Art unbedingt Plagiochila flagellifera Steph. Wenn schon der Speziesname auf eine Besonderheit in der Sproßverzweigung hindeutet — Stephani beschreibt sie mit: „caulis irregulariter (!) multiramosus, ramis saepe fasciculatim approximatis“ —, so beweist die von Stephani in seinen unveröffentlichten Handzeichnungen abgebildete Habitusübersicht der gesamten Pflanze einwandfrei, daß diese Art sich mit der gleichen Gesetzmäßigkeit verzweigt wie Ch. dendroides. Ich trage nicht das geringste Bedenken, obwohl ich das Original nicht untersuchen konnte, diese Art ebenfalls dem neuen Genus zuzuordnen. Ob

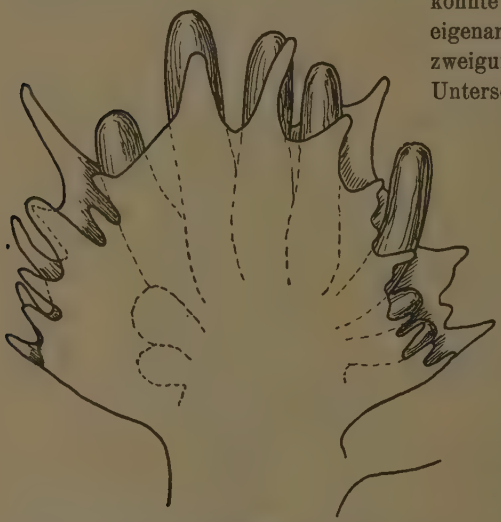

Fig. 7. Jugendliches Perianth. Das Perianth hat die Größe der noch ungeöffneten Archegonien eben erreicht. 200 ×.

beide gute Arten darstellen, oder gar zu ein und derselben Spezies zusammenzunehmen sind, kann ich nicht entscheiden. Die Diagnosen geben freilich gewisse Unterschiede an, z. B. im Bau des Periants und seiner Mündung. Bei „P." flagellifera ist der in Blattzipfel aufgelöste Perianthmund noch ringsum außerdem mit Zähnen gesäumt, was bei Ch. dendroides weniger ausgeprägt sein soll. Ich untersuchte jedoch Perianthe der letzteren Art, die sich denen von „P." flagellifera nähern. Ob auch P. minutifolia Steph. zu diesem Genus zu rechnen ist, läßt sich nach Stephanis Diagnose nicht einwandfrei feststellen. Seine Figur scheint dafür zu sprechen, an Hand des Originals wird sich durch die charakteristische Verzweigungsart der neuen Gattung die eventuelle Zugehörigkeit leicht erweisen. Blattform, Zellgröße, Verdickungsweise z. B. sprechen nicht dagegen. Ich möchte P. minutifolia mit Vorbehalt ebenfalls in die neue Gattung einordnen[1]).

Alle drei Arten sind in ihrer Verbreitung auf die alte Welt beschränkt. Die schon lange bekannte „P." dendroides ist in der ganzen Indomalaya zu Hause und auf Java, aber auch Sumatra, Celebes, Luzon, Borneo von vielen Sammlern aufgenommen worden, die beiden anderen Arten befinden sich nur unter den Aufsammlungen Lerats von Neu-Kaledonien, von wo etwa 30 fast nur endemische Plagiochila-Arten bekannt sind. Aber auch Chiastocaulon dendroides ist auf dieser Insel gefunden worden, eine Tatsache, die einer Vereinigung von „P." flagellifera mit dieser Spezies nichts in den Weg stellen würde.

Vielleicht darf ich nun am Schluß noch einige Bemerkungen über die Stellung der neuen Gattung im System anfügen. Daß die frühere „Plagiochila" dendroides nicht bei der Gattung verbleiben kann, ist selbstverständlich. Ihr sehr ähnlicher Perianthbau, die unterschlächtige Blattdeckung, die Blattgestalt, das Fehlen flächiger Amphigastrien usw. haben die früheren Autoren veranlaßt, diese Art zu diesem Genus zu rechnen. Aber auch bei weniger eingehender Untersuchung kann man über diese eigentümlichen Verhältnisse, wie sie oben geschildert sind, kaum hinweggehen. Daß diese Pflanze etwas besonderes darstellt, haben freilich auch Schiffner und Stephani erkannt. Letzterer deutet es in seiner Diagnose jedenfalls an.

Es scheint mir überhaupt sehr wahrscheinlich, daß es sich als notwendig erweisen wird, noch manche Arten dieser Riesengattung, von

1) Dugas hat diese zwei letzten Arten als Synonyme von „P." dendroides angeführt, ein Zeichen dafür, daß diese drei Arten sicher nahe verwandt sind. Ohne Prüfung der Originale kann ich mich aber nicht entschließen, sie zu einer Großart zusammenzufassen.

der wohl beinahe 1400 Arten beschrieben sind, aus ihrem Gattungsverband herauszunehmen. Gerade z. B. von den aus Neu-Kaledonien bekannt gewordenen Plagiochila-Arten scheinen mir noch einige weitere Spezies nicht in diese Verwandtschaft zu gehören. An anderer Stelle werde ich auf diese Dinge ausführlicher eingehen können. — Hier sei nur angedeutet, daß sich besondere Schwierigkeiten z. B. ergeben aus der Abgrenzung von Plagiochila-Arten mit opponierter Blattstellung von Syzygiella. In einer anderen kleinen Arbeit werde ich über die Verhältnisse dieser zwei Gattungen ausführlicher sprechen. — An Typen mit „fascikulater" Verzweigungsart fehlt es natürlich nicht innerhalb jener ungemein vielgestaltigen und abwechslungsreichen Gattung. Anzuführen wären etwa Vertreter aus Neuseeland (P. gigantea, P. fasciculata), denen büschelige Verzweigung eigen ist. Aber etwa das lokalisierte Rhizoidvorkommen bei Chiastocaulon dendroides ist ein Merkmal, das nach meinen Erfahrungen innerhalb der Gattung Plagiochila nicht wiederkehren dürfte. Auf das Perianthmerkmal zuviel Gewicht zu legen, ist sicher unangebracht; wir kennen Gattungen mit ganz ähnlich gebauten Perianthien, die wir dennoch als sehr gute Genera ansprechen müssen. Nennen möchte ich hier etwa jene eigentümliche neue Gattung Plagiochilidum Herzog, die H. Winkler von Westborneo mitbrachte. Diese Gattung ist durch ihre vegetativen Merkmale ausgezeichnet charakterisiert. — Gerade dieses „typische" Plagiochila-Perianth kehrt eben als Konvergenzbildung öfters wieder.

Trotz aller dieser Erörterungen aber glaube ich, daß der neuen Gattung nicht allzuweit weg von Plagiochila wird im System der Platz anzuweisen sein. Wir finden ja auch bei Gattungen, zu denen wir von diesem Genus durch direkte Entwicklungslinien kommen können, lokalisiertes Rhizoidvorkommen, ich denke an Syzygiella. Das sonderbare Sproßlängenwachstum und die Art der Flagellenbildung könnten die Gattung als stark abgeleitet erscheinen lassen und würden sie an das Ende einer Entwicklungsreihe rücken. —

Die Diagnose der Gattung lautet:

Chiastocaulon Carl nov. gen. hep.

Dioica, reptans, ramis parvis squarrose patulis, gracilis, olivacea, laxe caespitosa. — Caulis primarius rhizomaticus longe repens, brunneus, ramis semper fasciculatim approximatis interiecta caulis parte eramosa inter se distantibus simplicibus vel parce ramosis, infra ramos foliiferos stolonem longum flagelliformem, raro ramosum, remote et minute foliosum, paucis radicellis infra foliorum insertiones nascentibus affixum proferens. — Folia caulina valde remote (ut in stolonibus)

minima, parum patula, apice paucidenticulata, apicem versus accrescentia, maiuscula, foliis ramulinis subsimilia. — Folia ramulina parva, contigua, oblique patula, parum concava, ovato-oblonga vel ligulata, subduplo longiora quam latiora, subsymmetrica, marginibus integerrimis, apice oblique truncata, bidentata dentibus inaequalibus, anteriore validiore. — Amphigastria rudimentaria, minima, filiformia, ramulina 5—6 cellulas longa, caulina plerumque breviora. — Cellulae apicales 15×20—20×20 μ, valde aequaliterque incrassatae, trigonis nullis, basales longiores 24×27—26×30 μ parietibus saepe minus incrassatis trigonis hic illic distinctis. — Perianthia in ramis terminalia, saepius innovationibus brevibus superata, longe exserta, a latere parum compressa, oblonga, labiis rotundatis marginibus irregulariter dentatis et ciliatis plurifidis dentibus maioribus minoribusque mixtis, ala nulla. — Folia floralia caulinis similia, sed multo maiora, postice subampliata, apice multo angustiora, truncata, dentibus parum validioribus dente singulo magno minoribus nonnullis intercedentibus. — Androecia longissima, anguste spicata, bracteis apice squarrose patulis, bidentatis, ad 15 iugis, contiguis, longe saccatis, latere dorsali inflatis.

1. Chiastocaulon dendroides Carl.

Syn.: Plagiochila dendroides Nees, Syn. Hep., p. 61.
Plagiochila Zollingeri Mont., Ann. sc. nat., 1856, p. 196.

Untersuchte Proben: Ostborneo, leg. Balneti, comm. Goebel. — Philippinen, Sammlung Baker no. 7027. — Molukkeninsel Batjan, in monte Sibella, „Hep. a. cl. Dr. O. Warburg collectae“ (1888) und Mindanao austr. Distr. Davao, in monte Batangan, derselben Sammlung.

Chiastocaulon dendroides Carl var. tridentata Schffn.

Auf dem Umschlag des sonst unbezeichneten Konvoluts bemerkt Schiffner: „Gute Var. von P. dendroides oder eigene Art. Nur die Blätter der äußersten Ästchen rein zweispitzig, die andern am Ventralrande gegen die Spitze mit noch 1—2 kleineren Zähnen. Vielleicht zeigt das Per. u. Inv. auch noch Unterschiede.“ Die vorliegende Pflanze stellt keine neue Art dar, sondern läßt sich als Varietät von Ch. dendroides unter Schiffners Bezeichnung auffassen. Ihre Verzweigung ist die für die Gattung beschriebene, die Blätter der Kurztriebe zeigen die von Sch. angegebenen Abweichungen vom Typus. Veränderungen in der ♀ Gametangienregion treten höchstens insofern auf, als der Involukralblattkreis noch etwas mehr gegliedert sein kann wie auch die Perianthmündung, die zu der von „P.“ flagellifera, wie sie wenigstens Stephani abbildet, hinführen könnte. Diese Feststellung bestärkt mich

in der Annahme, daß man wohl auch P. flagellifera als Varietät von Ch. dendroides anzusehen hat.

Untersuchte Probe: Süd-Celebes, Pik von Bouthain, „Hep. a. cl. Dr. O. Warburg collectae."

2. Chiastocaulon flagelliferum Carl.

Syn.: Plagiochila flagellifera Steph., Spec. Hep., Vol. VI, p. 155.

3. Chiastocaulon minutifolium Carl.

Syn.: Plagiochila minutifolia Steph., Spec. Hep., Vol. VI, p. 185.

Zum Schluß ist es mir eine angenehme Pflicht und ein herzliches Bedürfnis, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Th. Herzog, für seine Anregungen, die Überlassung seiner Bibliothek sowie der Herbarproben, meinen Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

Dugas, M., Contribution à l'étude du genre Plagiochila Dum. Thèse Fac. Sc. Paris 1928 et Ann. Sc. Nat. Bot., 10e sér., 1929.

Evans, A. W., Branching in the Leafy Hepaticae. Annals of Bot., Vol. XXVI, No. Cl. Jan. 1912.

Goebel, K., Organographie der Pflanzen. II. Teil. Jena 1930.

Herzog, Th., Beiträge zur Flora von Borneo. Hepaticae. Mitteil. aus d. Inst. f. allg. Bot. in Hamburg, 7. Bd., Heft 3, 1931.

Nees von Esenbeck, Synopsis Hepaticarum, 1844.

Schiffner, V., Die Hepaticae der Flora von Buitenzorg. Leiden 1900.

Stephani, F., Species Hepaticarum, Vol. II und VI. Genf u. Basel 1906 u. 1924.

Lageveränderungen an Blättern nach Symmetriestörungen.

Von **Ernst G. Pringsheim.**

Mit 21 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Bisherige Beobachtungen und Versuche 62
II. Ansichten über die Ursachen der Stellungsänderungen 63
III. Art und Verbreitung der Erscheinung 66
IV. Ähnliche Reaktionen an Sprossen 70
V. Ähnliche Erscheinungen ohne Eingriff: 72
Verkümmerung und Verwachsung, Buntblättrigkeit, Schiefblättrigkeit.
VI. Künstliche Verschiebung des Gleichgewichtes 77
a) Ausgleichsgewicht 77
b) Unterstützung 79
c) Einseitige Belastung 80
d) Verwundung und Belastung 81
e) Änderung des Drehmomentes durch Zwangslage 83
VII. Bedeutung der Schwerkraft und des Lichtes 84
VIII. Verschiedene Resektionsweisen 89
a) Bedeutung des Alters 89
b) Ausmaß der Resektion 93
c) Beiderseitige Verwundung 94
d) Fiederblättchen und Fiedern mehrfach geteilter Blätter 94
e) Symmetrische Operation 97
f) Operationen an Schiefblättern 99
IX. Besprechung der Ergebnisse 100
A. Mögliche Irrtumsquellen 100
a) Gewebespannung 100
b) Wachstumshemmung 100
c) Geotropismus 102
d) Phototropismus 102
e) Unbekannter Faktor 102
B. Was spricht gegen Gleichgewichtsbewegungen? 103
a) Eigenrichtung 103
b) Größe der erforderlichen Belastung 103
c) Eigenartigkeit des Reizvorganges 103
C. Gründe für Gleichgewichtsstörung als Ursache der Bewegungen . . 104
a) Es gibt keine andere Erklärung 104
b) Unsere Deutung erklärt alles Wesentliche — und erlaubt . . . 105
c) Zusammenfassung verschiedener Erscheinungen 107
X. Zusammenfassung 108
Pflanzenliste 109
Schriftenverzeichnis 110

I. Bisherige Beobachtungen und Versuche.

Der Einfluß äußerer Richtkräfte auf die Stellung der Blätter im Raum ist vielfach untersucht worden. Die einzelnen Teile der Laubblätter zeigen aber auch eine gesetzmäßige Lage zueinander. Diese sind bisher wenig beachtet worden[1]) und blieben in ihren Ursachen ganz unbekannt. Eine Aufklärung ist nur dann zu erhoffen, wenn es gelingt die Lagebeziehungen zu beeinflussen. Nun kann man bei vielen Laubblättern Stellungsänderungen der Teile nach operativen Eingriffen beobachten. Besonders auffallend sind sie an zusammengesetzten Blättern.

An solchen sind sie zuerst von Němec (1902) beschrieben und näher untersucht worden[2]). Seine Beobachtungen und Überlegungen zeichnen sich durch Scharfsinn und Folgerichtigkeit aus. Němec fand, daß die Spindel gefiederter Blätter sich nach derjenigen Seite krümmt, an der Blättchen entfernt worden sind, daß an unpaarig gefiederten Blättern nach Entfernung der End- und einer der beiden Seitenfiedern die andere sich in die Verlängerung der Spindel stellt u. a. m.

Während diese und andere Eingriffe als Symmetriestörungen zusammengefaßt werden können (Němec, S. 11), ist das nicht angängig für den Fall, den Němec für die dreizähligen Blätter von Ptelea (S. 5) und Cytisus (S. 9) beschreibt. Hier neigten nach Entfernung des Endblättchens die beiden seitlichen spitzenwärts zusammen.

Weiter ist bemerkenswert, daß Němec ähnliche wie die beschriebenen Reaktionen für unverwundete, zufällig abnorme Blätter beschrieben hat (S. 20). Dagegen hat er keine Beobachtungen an ungeteilten, einfachen Blättern angestellt, deren Verhalten uns für das Verständnis der Lageänderungen wichtig erscheint.

Němec hat erkannt, daß es sich um Wachstumskrümmungen handelt und deshalb seine Versuchspflanzen möglichst frühzeitig operiert (S. 1).

Die wichtige Arbeit von Němec ist mehrfach übersehen worden, offenbar, weil sie an einer nicht allgemein zugänglichen Stelle erschienen ist.

In den zeitlich folgenden Arbeiten von Gentner (1909) und Boshart (1911) wird beschrieben, daß nach einseitigem Einschneiden des Stieles ungeteilter Blätter die Spreite sich asymmetrisch entwickelt und nach der Wundseite zu krümmt. Stielkrümmungen werden nicht erwähnt. Boshart (S. 95) findet am ausgewachsenen Blatte keine Krümmung, worüber er sich zu wundern scheint, obgleich die beschriebene Reaktion eine ausgesprochene Wachstumshemmung darstellt.

Heidmann (1913) beobachtet an Keimpflanzen von Raphanus und Helianthus nach Verdunkelung eines der beiden Keimblätter Hypokotylkrümmungen, die wir hier vermerken, weil es sich um einen asymmetrischen Eingriff ohne Verwundung handelt.

---

1) Mehr mathematisch-naturphilosophische Betrachtungen auf Grund feinsinniger Beobachtungen findet man bei Fermond (1864).

2) Němec führt keinerlei Literatur an. Es ist mir nicht bekannt, ob ältere Beobachtungen zu unserem Thema vorliegen.

Ein wesentlicher Fortschritt wird erst wieder durch die Beobachtungen und Gedankengänge von Goebel (1916) erzielt, der ausschließlich zusammengesetzte Blätter mit Gelenken verwendet. Goebel legt sich die Frage vor, ob die Anordnung der Blättchen durch irgendwelche Eingriffe verändert werden kann. Němec, dessen Versuche z. T. wiederholt werden, wird nicht genannt. Die Arbeit von Goebel ist hauptsächlich dadurch wichtig, daß das Phänomen beim Versuch einer Erklärung, auf den wir noch zurückkommen, in einen größeren Zusammenhang gebracht wird.

Stark (1917), der als erster Blattstielkrümmungen im Gefolge einseitiger Verletzungen, insbesondere von Halbierungen der Spreite beschreibt (S. 467), beachtet hauptsächlich die Verwundung (S. 496) und zieht die Reaktionen zusammengesetzter Blätter nicht zum Vergleich heran. Er findet, daß eine Amputation nicht nötig ist, Verletzung genügt.

Als letzter meldete sich Härdtl (1927) zum Wort. Er untersuchte zusammengesetzte und ungeteilte Blätter und fand stets eine Krümmung nach jener Seite hin, wo die Abtrennung stattgefunden hatte. Die Arbeit enthält, wenn auch in ungeschickter Form[1]), außer Wiederholungen älterer Versuche manche aufschlußreiche Beobachtung und eine neue Theorie über den Anlaß der in Rede stehenden Reaktionen.

II. Ansichten über die Ursachen der Stellungsänderungen.

Die drei Forscher, die sich vor Härdtl zur Sache geäußert haben, nämlich Němec, Goebel und Stark, waren ganz unbeeinflußt voneinander. So entstanden drei verschiedene Erklärungen.

Němec (1902) verwendete außer operativen Eingriffen auch künstliche Wachstumshemmungen (S. 2). Da er ferner ähnliche Reaktionen ohne Verwundung auch in teratologischen Fällen fand (S. 20), so lehnte er die Verletzung als allgemeinen Anlaß ab, ohne zu verkennen, daß Wachstumsunterschiede zwischen der verletzten und der intakten Seite eine Rolle spielen können. So rückte die Wiederherstellung der gestörten Symmetrie für ihn in den Vordergrund, wie das auch aus dem Titel der Arbeit hervorgeht. In Ermangelung einer besseren Erklärung hilft er sich mit einem Hinweis auf die Morphästhesie von Noll (1900), ohne diesen zu nennen. Er definiert sie (S. 19) als „die Fähigkeit des Blattes auf die Formänderungen zu reagieren".

1) Die Versuche zur Härdtlschen Arbeit wurden in dem mir unterstellten Institut und Garten durchgeführt. Leider ist es dem Verf. nicht recht gelungen, Ordnung in seine Befunde und Überlegungen zu bringen. Deshalb habe ich mich seinerzeit gegen eine Veröffentlichung ausgesprochen.

Bei Goebel (1916, S. 102ff.) finden wir eine eingehende Diskussion. Er lehnt gleichfalls Verwundung als Anlaß der von ihm beobachteten Stellungsänderungen ab, weil entsprechende Reaktionen auch bei Verkümmerung einzelner Teile, also ohne Verletzungen, vorkommen. Mechanische Umstände, gleichsam die Entfernung eines Hindernisses, können nach Goebel ebenfalls nicht die Ursache sein. Es handelt sich nach ihm also um Korrelationen. Damit begnügt sich aber ein Forscher wie Goebel nicht; ebensowenig mit Rektipetalität und Morphästhesie. Das sind ihm leere Begriffe.

Da nun Goebel ausschließlich mit Gelenkpflanzen gearbeitet hat, liegt es für ihn nahe, an die Möglichkeit von Turgorveränderungen in den Bewegungsgeweben zu denken. Er versucht es deshalb mit örtlicher Verdunstungshemmung und bestreicht junge Blätter mit Kakaobutter. Diese werden im Wachstum gehemmt, die Gegenfieder reagiert. Daraus läßt sich zwar nichts über die Turgorfrage entnehmen; aber Goebel ist insofern von dem Ergebnis befriedigt, als es zeige, daß Ernährungs- bzw. Funktionsstörungen als Anlaß genügen. Die in Aussicht gestellte weitere Verfolgung der Frage (S. 103) scheint nicht durchgeführt worden zu sein.

Ein Nutzen für die Pflanze, etwa wie bei der Aufrichtung der Seitenäste nach Entfernen des Haupttriebes, ist nach Goebel nicht ersichtlich. Sie würde übrigens die kausale Fragestellung nicht überflüssig machen.

Es kann nicht bezweifelt werden, daß Ernährungsstörungen, auf die schon Gentner und Boshart hingewiesen haben, bei der ungleichen Ausbildung der Blatthälften und bei den Krümmungen halbierter, oder einseitig panaschierter Blätter, eine Rolle spielen. Wie weit ihr Einfluß bei den Reaktionen zusammengesetzter Blätter nach Resektionen reicht, läßt sich schwer sagen, und jedenfalls nicht ohne eingehende Versuche. Aber, daß sie nicht ausreichen, die fein abgestimmten Reaktionen zu erklären, die schon Němec beschrieben hat, darf man wohl behaupten.

Stark (1917) führt die von ihm beobachteten Krümmungen auf Traumatotropismus zurück (S. 468 u. 499), den Němec (S. 20) in seiner, Stark unbekannten Arbeit auch schon in Erwägung gezogen, aber für seinen Fall als unwesentlich abgetan hatte. Ob es eine besondere und einheitlich aufzufassende Reizbeantwortung gibt, die diesen Namen verdient, bleibe dahingestellt. Wir wissen aber schon, daß ähnliche Krümmungen auch ohne Verwundung auftreten können. Außerdem beschreibt schon Goebel (S. 98) den Fall, daß sehr jung operierte Blätter von Robinia die Reaktion erst ausführten als sie fast ausgewachsen waren. Bis dahin muß der Wundreiz abgeklungen sein. Verwundungen spielen wohl nur auf dem Umwege über Wachstumshemmungen eine Rolle.

Damit stimmt überein, daß an Blättern immer nur „positiver Traumatotropismus" beobachtet worden ist.

Die Erklärung von Härdtl (1927, S. 291) geht ganz andere Wege. Er stellt die Veränderung des Drehmomentes in den Vordergrund, die durch Abtrennung oder Verkümmerung von Teilen zustande kommen muß. Das ist nach ihm der Reizanlaß für die darauffolgenden Stellungsänderungen. „Die Fähigkeit, eine geänderte Gleichgewichtslage wahrzunehmen und auszugleichen, möge als Gleichgewichtsreiz oder Isoklinotropismus bezeichnet werden"[1]).

Als Beleg für diese Auffassung führt Härdtl folgende Ergebnisse an: 1. Einseitige Belastung führt zu seitlichen Bewegungen in der Richtung, daß die rechts und links von der Stielrichtung wirkenden Gewichte ausgeglichen werden (S. 286). 2. Ein halbiertes Blatt vollführt keine Stellungsänderung, wenn das Gewicht der fehlenden Blatthälfte künstlich ersetzt wird (S. 287). 3. Wird die Spreite nach der Operation unterstützt, so daß keine einseitige Belastung mehr stattfindet, so unterbleibt gleichfalls die Reaktion (S. 289).

Die Isoklinotropismuslehre schreibt den Blättern eine Rezeptionsfähigkeit für Gewichtsreize oder besser wohl für Drehmomente zu. Diese Auffassung ist zwar neu, aber nicht unwahrscheinlicher als viele andere Vorstellungen der Reizphysiologie. Man denke z. B. zum Vergleich an die geotropischen Torsionsbewegungen bei dorsiventralen Organen (Ausläufern, Zweigen und Blättern). Auch die Drehbewegungen dorsiventraler Blüten nach Lageänderungen der Infloreszenzachse könnte man vergleichsweise heranziehen. Während in diesen Fällen die Reaktion eine Torsion darstellt, wäre beim Isoklinotropismus der Reizanlaß eine Torsion. Man könnte auch die autotropische Ausgleichung tropistischer Torsionen hier aufführen. Wenn Autotropismen Reizreaktionen sind, bei denen die Gestaltsveränderung des Organes Reizanlaß ist, so wäre in beiden Fällen ein ähnliches Rezeptionsvermögen anzunehmen.

Es ist nun zwar nicht daran zu denken, daß man auf Grund der Gleichgewichtshypothese alle Veränderungen der Lage an Blättern nach Entfernung von Teilen derselben erklären könne. Wachstumshemmungen durch Verwundung spielen sicher auch eine Rolle; jedoch gerade die fesselndste Seite der gesammelten Beobachtungen kann durch diese nicht erklärt werden, wohl aber im Härdtlschen Sinne. Deshalb entschloß ich mich zu einer Nachprüfung, die in der Hauptsache während der Mai- und Juniwochen der letzten 4 Jahre durchgeführt wurde.

1) Von mir gesperrt. P.

III. Art und Verbreitung der Erscheinung.

Vor der Schilderung der Versuche und Beobachtungen sind einige Worte über die Voraussetzungen zu sagen, unter denen gearbeitet wurde.

Zu den wichtigsten Versuchsbedingungen gehört ein ungestörtes und kräftiges Wachstum der Blätter. Es wurde deshalb im allgemeinen vermieden im Laboratorium zu arbeiten, weil die Trockenheit und die Beimengungen der Luft gerade die Blätter leicht schädigen. Während die Vorversuche sowie diejenigen, bei denen es vorzugsweise auf bloße Beobachtung ankam, zum großen Teil im Freien angestellt wurden, mußten die exakteren Versuche sowie alle, bei denen nicht wetterfeste Hilfsmittel benutzt wurden, unter Dach an einem windgeschützten Orte durchgeführt werden. Das ausgeräumte Kalthaus war dazu sehr geeignet. Im Gewächshaus war natürlich auch das Markieren und das Wiederfinden der Versuchsblätter leichter als im Freien.

Ein reichliches Material junger, eingetopfter Bäumchen von Acer Pseudoplatanus, A. platanoides, Aesculus Hippocastanum, Fraxinus excelsior, Sambucus nigra, sowie Sämlinge und ältere Pflanzen von Phaseolus multiflorus standen zur Verfügung. Auch Aralia Baueri, Amicia Zygomeris, Cecropia palmata und Senecio platanifolius wurden im Kalthaus untersucht.

Da es ganz symmetrische Blätter nicht gibt, mußte dafür gesorgt werden, daß durch kleine Unregelmäßigkeiten keine Irrtümer entstanden. Falls ein Versuchsblatt etwas schief war, wurde die Operation so vorgenommen, daß die zu erwartende Reaktion im entgegengesetzten Sinne verlaufen mußte.

Einige Zeit vor den Versuchen und während derselben durfte die betreffende Pflanze nicht verschoben, und es durfte auch in ihrer Umgebung nichts verändert werden, was die Lichtverteilung beeinflußt hätte, denn sonst hätten phototropische Reaktionen zu Täuschungen Veranlassung geben können.
Trotz aller Vorsichtsmaßregeln gelingen die Versuche nicht immer, wie überhaupt Blattversuche unter großer Empfindlichkeit gegen Störungen und unter Verwickeltheit der Verhältnisse leiden. So kann man es einem Blatt nicht leicht ansehen, ob die Bewegungszone noch reaktionsfähig genug ist.

In allen Fällen, die hier berücksichtigt werden sollen, handelt es sich darum, daß nach Entfernung von Blatteilen Veränderungen eintreten, die eine Verschiebung, ungefähr in der Ebene der Spreite darstellen. An ungeteilten, vor allem an gestielten Blättern krümmt sich z. B. nach Entfernung einer Blatthälfte der Stielteil dicht unter der Spreite so, daß die erhaltene Spreitenhälfte nach der Wundseite hin verschoben wird (Fig. 1). Während also vorher die Mittelrippe in derselben Vertikalebene lag wie der Stiel, ist das nun nicht mehr der Fall. Auch kleinere oder größere Operationen wirken entsprechend; bloße Verwundung aber nur dann, wenn nachträglich durch Wachstumshemmungen erhebliche Symmetriestörungen eintreten. Die Mittelrippe wachsender Spreiten krümmt sich nach der Wundseite hin. (Vgl. S. 101 u. Fig. 21.)

Bei zusammengesetzten Blättern ist eine größere Mannigfaltigkeit von Erscheinungen möglich. Wir können sie in zwei Gruppen einteilen. Reaktionen der Mittelrippe resp. Hauptspindel finden dann statt, wenn bei gefiederten Blättern auf einer Seite die Blättchen entfernt werden. Dieser Fall entspricht dem letztgenannten bei einfachen Blättern. Während diese aber nur noch im Blattstiel interkalare Wachstumszonen besitzen, sobald die Spreite ausgewachsen ist, bleiben bei zusammengesetzten Blättern auch noch an der Spindel und an den Blättchen oder deren Stielchen Streckungszonen erhalten. Die Reaktion der Blattspindel auf Entfernung einer Blatthälfte oder von Teilen derselben besteht in einer oft sehr starken Krümmung nach der Wundseite hin (Fig. 2). Das Gleiche finden wir an mehrfach zusammengesetzten Blättern, und zwar sowohl an der Hauptspindel wie auch an den Spindeln gefiederter Seitenblättchen. (Vgl. S. 95.)

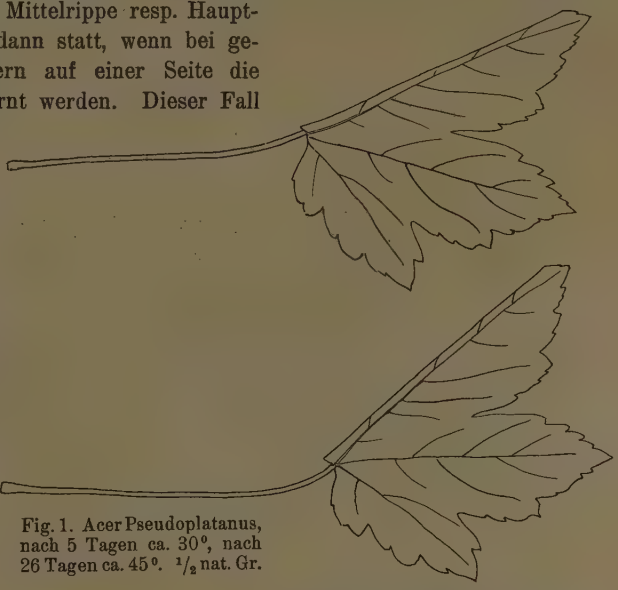

Fig. 1. Acer Pseudoplatanus, nach 5 Tagen ca. 30°, nach 26 Tagen ca. 45°. 1/2 nat. Gr.

Der andere, weit interessantere, und auch von Němec und Goebel vorwiegend berücksichtigte Fall betrifft Bewegungen einzelner Blättchen nach Entfernung anderer. Die Reaktion kann je nach den Umständen nach der Spitze oder dem Grunde zu stattfinden. Bei unpaarig gefingerten oder gefiederten Blättern hat die Entfernung eines endständigen Seitenblättchens zur Folge, daß das Spitzenblättchen sich seitlich

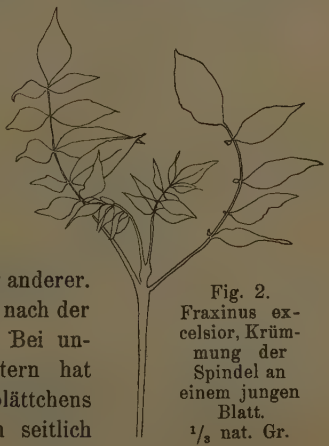

Fig. 2. Fraxinus excelsior, Krümmung der Spindel an einem jungen Blatt. 1/3 nat. Gr.

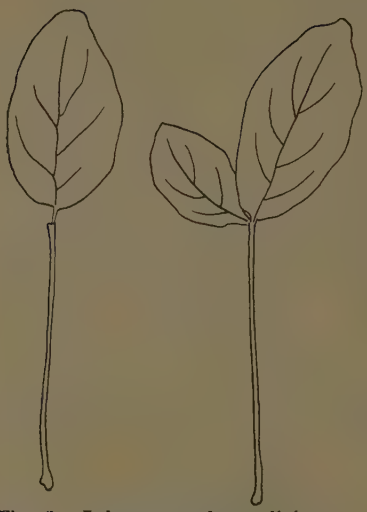

Fig. 3. Laburnum vulgare, links nur noch ein Seitenblatt erhalten, rechts ein Seitenblatt entfernt. $^2/_3$ nat. Gr.

krümmt (Fig. 3). Wird auch dieses entfernt, so wird das andere Seitenblättchen spitzenwärts gerichtet eine Reaktion, die oft so weit geht, daß man nur bei genauerem Zusehen sieht, daß Blatteile fehlen (z. B. Fraxinus, Robinia). Bei Sambucus sind alle diese Reaktionen sehr ausgiebig; aber da das Endblättchen hier bedeutend größer ist als die seitlichen, bleibt die Veränderung doch immer deutlich (Fig. 4). In anderen Fällen genügt die Reaktion des Blättchengrundes nicht, um das Endblättchen in die Richtung der Spindel zu stellen, obgleich deren letzter Teil durch eine entsprechende Krümmung mithilft, so z. B. bei Dictamnus Fraxinella (Fig. 5).

Fig. 4. Sambucus nigra, das Spitzen- und ein Seitenblatt entfernt. $^1/_3$ nat. Gr.

Fig. 5. Dictamnus fraxinella, das Spitzen- und ein Seitenblatt entfernt. $^3/_4$ nat. Gr.

Bei paarig gefiederten Blättern richtet sich nach Entfernung eines Spitzenblättchens das andere nach vorn, so daß ein scheinbar unpaarig gefiedertes Blatt entsteht, wie das schon Goebel (S. 99 und Fig. 24) für Cassia beschrieben hat. Bei mehrzählig gefingerten Blättern, wie Aesculus (Fig. 6), Lupinus u. a. findet nach Entfernung seitlicher Blättchen eine Verschiebung der übrigen statt, die in der Hauptsache am Stielende vor sich geht, nicht viel anders als bei ungeteilten Blättern. Teile mehrfach zusammengesetzter Blätter können sich ebenso verhalten wie entsprechend geformte Gesamtblätter.

Fig. 6. Aesculus Hippocastanum, zwei Seitenblättchen entfernt. Das links gerückte Blättchen ist das mittelste. Etwa 1/4 nat. Gr.

Das Ausmaß der Reaktion ist sehr verschieden. Es kann so gering sein, daß es ohne Messungen nicht erkennbar ist. Meist ist die Verschiebung ohne weiteres sichtbar. Härdtl (S. 297) gibt die Winkel für einige Endstellungen halbierter Blätter an, welche von der Verlängerung des Stieles und der Mittelrippe eingeschlossen werden. Sie betrugen für Acer 40°, Ficus 40°, Clerodendron 25—30°, Kitaibelia 40—45°, Hydrangea 25°, Catalpa 40°. Ich kann das bestätigen. Der größte Winkel, den ich maß, betrug etwas über 45°, was von großen Blättern von Acer Pseudoplatanus mehrfach erreicht wurde. Die Größe der maximalen Verschiebung hängt außer von den Wachstumbedingungen, wie Wärme, Feuchtigkeit usw., von der Art der Pflanze und vom Alter der Blätter ab. Kräftige Blattspreiten mit lebhaft wachsenden Krümmungszonen am Grunde der Blattfläche sind Bedingung für ein großes Bewegungsausmaß.

Am Schluß (S. 109) findet man eine Liste derjenigen Pflanzenarten, an denen bisher Ausgleichbewegungen beobachtet worden sind. Die Auswahl ist zufällig, die Verbreitung der Erscheinung ist viel größer.

IV. Ähnliche Reaktionen an Sprossen.

Manche zusammengesetzten Blätter ähneln ganzen Sproßsystemen. Die Wedel der Farne kann man mit gleichem Recht als Blätter und als Sprosse ansehen. Andererseits ahmen manche sicheren Sprosse in ihrem Aussehen und reizphysiologischen Verhalten gefiederte Blätter nach. Es war deshalb von Interesse, ob sich solche Gebilde auch gegenüber dem Resektionsversuch ähnlich verhalten.

Bei Farnen (Alsophila australis, Pteridium aquilinum) fand ich eine starke Krümmung der Spindel, wenn die Blättchen einer Seite im jugendlichen Zustand, kurz nach dem Aufrollen der Wedelspitze entfernt wurden. Die Entfernung einzelner Fiederchen hatte keine Wirkung; offenbar war die Veränderung zu unbedeutend.

Fig. 7. Symphoricarpus racemosa, Entfernung einiger Blätter einer Seite bewirkt Ausgleichsbewegung in Form einer Krümmung der wachsenden Achse. Etwa $^1/_3$ nat. Gr.

Für Sprosse erwähnt Härdtl nebenbei eine Reaktionsweise, ähnlich der der Blätter. Wenigstens möchte ich es so verstehen, wenn er (S. 284) schreibt: „Eine äußere Analogie zu den seitwärts gekrümmten Blattspindeln weisen die Sprosse von Costus auf. Auch sonst ändert sich in ähnlicher Weise die Astform durch seitliche Resektion (Celtis australis, Diospyros lotus . . .)."

Es schien mir zum Verständnis der ganzen Sachlage besonders wichtig, mir eine Anschauung vom Verhalten der Sprosse zu verschaffen. In Betracht kamen natürlich nur plagiotrope Zweige, und unter ihnen vor allem diejenigen mit dekussierter, bei Horizontallage zweireihig werdender Blattstellung. Über diese sind wir durch eine Reihe von Spezialuntersuchungen, deren letzte von Sierp (1915, 1917) stammt, gut unterrichtet. Dort wird auch die Bedeutung des Drehmomentes als Reizanlaß erörtert, da eine rein mechanische Wirkung des Gewichtes nicht in Frage kommt (S. 368, 396).

Entsprechend der Reaktionsweise gefiederter Blätter waren auch hier zwei Möglichkeiten vorhanden. Bei Entfernung einer größeren

Anzahl von Blättern einer Seite könnte die Achse eine Krümmung erleiden, durch die die Spitze nach der operierten Seite hin geführt würde. Oder es könnte nach Entfernung eines spitzennahen Seitenblättchens das gegenüberstehende in seinem Stiel eine Krümmung durchführen, wodurch etwas ähnliches zustande käme, wie wenn aus einem paarig gefiederten Blatt nach Wegnahme eines Spitzenblättchens gleichsam ein unpaariges wird. Fall 1 war nur möglich an Sprossen, welche schon die endgültige Blattstellung haben, aber noch in lebhaftem Wachstum begriffen sind, was nicht häufig der Fall ist.

Ich arbeitete mit Eucalyptus globulus (Jugendform), Ligustrum vulgare, Symphoricarpus racemosa, Philadelphus spec. und Forsythia spec. Einseitige Entblätterung führte nur bei Symphoricarpus zu deutlichen Krümmungen (Fig. 7). Als ich es noch mit plagiotropen Sprossen mit wechselständigen Blättern versuchte, nämlich mit Tilia tomentosa (spec.?), Carpinus Betulus und Polygonatum officinale, hatte ich nur bei der letztgenannten einen deutlichen Erfolg, und zwar auch nur bei frühzeitiger Operation (Fig. 8).

Fig. 8. Polygonatum officinale, starke Krümmung des Stengels nach Entfernung einiger Blätter an der Seite.

Bei der anderen Versuchsweise wurde die Spitze junger, horizontaler Sprosse und eines der nun zu Endblättchen gewordenen Blätter entfernt. Ein Erfolg ist hier leichter zu bekommen, wenn nur das Ganze noch in lebhaftem Wachstum begriffen und das entfernte Endstück nicht zu groß ist. Die Reaktionsweise ist aus der Fig. 9 zu ersehen. Eine Art Übergang zwischen den beiden Möglichkeiten wurde bei Eucalyptus beobachtet, wo sich das letzte Internodium an der Krümmung beteiligte. Da die Blätter hier sitzend sind, wäre auf andere Weise keine Ausgleichsbewegung von genügendem Ausmaß möglich gewesen.

Fig. 9. Symphoricarpus racemosa und Ligustrum vulgare. Nach Entfernung der Spitze und eines der beiden, nun endständig gewordenen Blätter stellt sich im Laufe einer Woche das andere in die Richtung der Achse. $^1/_2$ nat. Gr.

V. Ähnliche Erscheinungen ohne Eingriff.

Nur kurz sei hier der teratologischen Fälle gedacht. Sie sind schon von Němec (1902, S. 20) und von Goebel (1916, S. 102) beobachtet, und die Reaktionsweise, die ohne Verwundung die gleiche ist wie sonst nach Resektion, ist als Beweis dafür angesehen worden, daß eine traumatotropische Reizung nicht zugrunde liegt.

Unsymmetrische Blätter können durch Verkümmerung und durch „Verwachsung" entstehen. Im ersteren Falle bleiben Blättchen, im letzteren Teile der Spindel im Wachstum gegenüber der Norm zurück. Wenn nämlich Teile der Spindel zwischen zwei Blättchenanlagen sich nicht entwickeln, so wachsen diese gemeinsam weiter. Die Folge ist, daß zwei Blättchen zusammenhängen, verwachsen erscheinen. Beide Möglichkeiten sind oft verbunden, wobei auch andere teratologische Abweichungen hinzukommen können. Solche Fälle sind schon von Fermond (1864, Taf. I u. III) für Rosa, Clematis und Morus abgebildet worden.

Besonders verbreitet ist der Fall, daß das Endblättchen mit einem Seitenblättchen verwachsen ist, wobei dieses entweder noch als seitliche

Zacke erscheint oder ganz verkümmert ist. Das findet man z. B. bei Sambucus (Fig. 10) und Fraxinus überaus häufig. Gleichfalls nicht selten tritt der Fall auf, daß an Stelle von Blättchen nur ein mehr oder weniger zackiger Spreitensaum an der Spindel entlang läuft, so daß diese gleichsam geflügelt erscheint. Wenn das nur auf einer Seite der Fall ist, so wird das Blatt stark asymmetrisch (Fig. 11). In allen Fällen, in denen eine ungleiche Verteilung auf beiden Seiten der Hauptspindel zustande kommt, ist diese nach der verkümmerten Seite hin gekrümmt, wie das auch auf den beiden Abbildungen zu erkennen

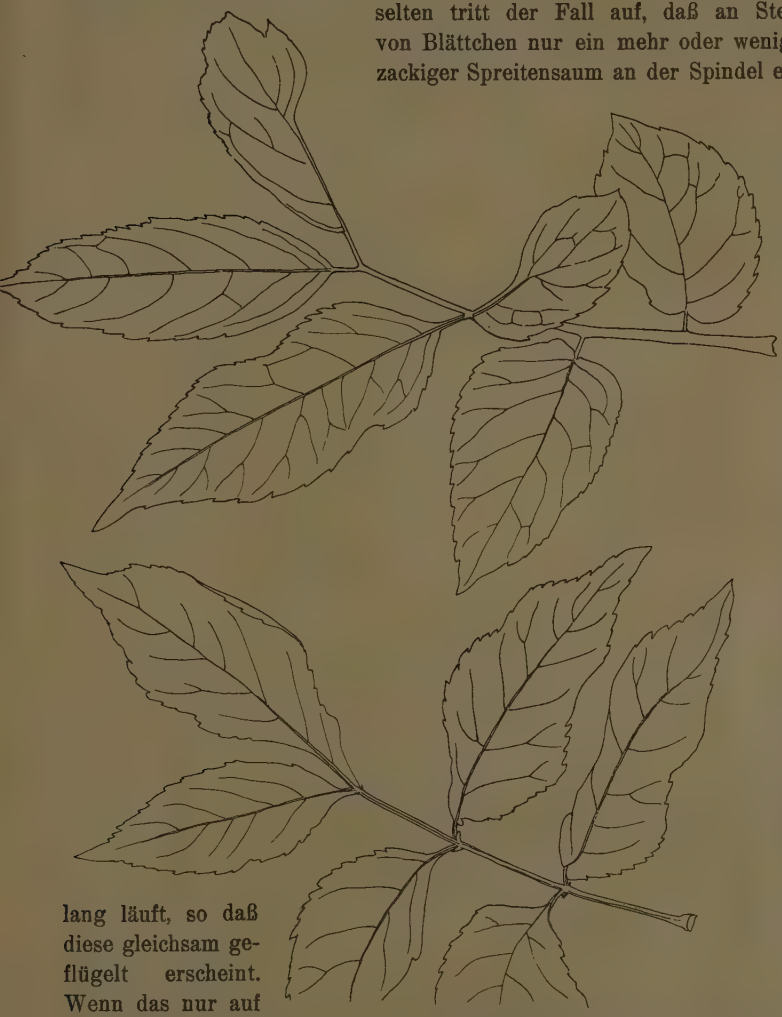

Fig. 10. Sambucus nigra. Bei dem ersten Blatt ist ein Seitenblatt im Endblatt aufgegangen, bei dem zweiten ein Teil eines Seitenblattes gewissermaßen spitzenwärts gerückt oder von der wachsenden Spindel mitgenommen worden. 1/2 nat. Gr.

ist. Auch Aszidienbildung, Spaltung, Laciniata-Form der Spreite u. ä. kann zu Asymmetrie führen. Immer treten dann auch die entsprechenden Krümmungen auf. Sie bleiben aber aus, wenn die teratologischen Abweichungen, z. B. „Spaltungen" symmetrisch eintreten (Fig. 12) Beispiele von Farnwedeln mit Abbildungen sind bei de Vries (1903, II, S. 250) zu finden.

Fig. 11. Fraxinus excelsior. Ein Teil der Spreite ist nur als schmaler Saum entwickelt, vielleicht infolge frühzeitiger Verletzung der Spreite. Starke Asymmetrie mit Ausgleichskrümmung. 1/2 nat. Gr.

Bei manchen Pflanzen wechselt die Gestalt der Blätter. So können bei derselben Art und an demselben Individuum paarig oder unpaarig gefiederte oder gefingerte Blätter vorhanden sein. Bei Ailanthus glandulosa (Němec 1902, Tafelfig. 35), Spiraea sorbifolia, Phellodendron japonicum u. a. kommen häufig an Stelle der gewöhnlichen, unpaarig gefiederten Blätter solche vor, die einem echt paarig gefiederten sehr gleichen. Häufiger sind die Übergangsformen, bei denen zwei etwas verschieden große Blättchen am Ende stehen. Die Winkellage der Teile entspricht immer den bei operierten Blättern gefundenen Regeln: Ein großes Blättchen neben einem kleinen ist nur wenig beiseite gedrängt, zwei gleich große stehen symmetrisch (Fig. 13).

Auch bei sogenannten monophyllen Varietäten, z. B. von Fragaria und Robinia kommt ähnliches vor. De Vries (1901, S. 136 u. 1903, S. 534) gibt Photographien von Blättern, bei denen ausnahmsweise ein Seitenblättchen ausgebildet ist. Das Endblättchen erscheint dann seitlich aus der Stielrichtung verschoben, genau so wie bei der Normalform dann, wenn ein Seitenblättchen entfernt worden ist. Bei wirklich monophyllen Blättern aber herrscht natürlich vollkommene Symmetrie, die Mittelrippe steht in der Verlängerung des Stieles.

Ganz Entsprechendes kann man wieder bei Sprossen beobachten. Bei Platanus orientalis verkümmert die Endknospe der plagiotropen Sprosse, und das letzte Blatt rückt in die Mediane. Bei Celtis australis

findet man im Herbst Sprosse, welche ungefähr die Gestalt von paarig oder unpaarig gefiederten Blättern oder auch von Übergangsgebilden haben, immer mit entsprechender Gleichgewichtsstellung der Teile.

Oft spielen bei der Entstehung solcher Abweichungen, wie man sie in der Natur findet, Fraß- und Frostverletzungen eine Rolle. Dann gehören sie nicht eigentlich in dieses Kapitel. Doch können natürlich traumatotropische Reizursachen nicht zur Erklärung herangezogen werden, wenn die Läsion in der Knospe, also in der frühen Jugend der Blätter, erfolgt ist. Denn dann ist die Wunde längst verheilt, bevor die mittelbar entstan-

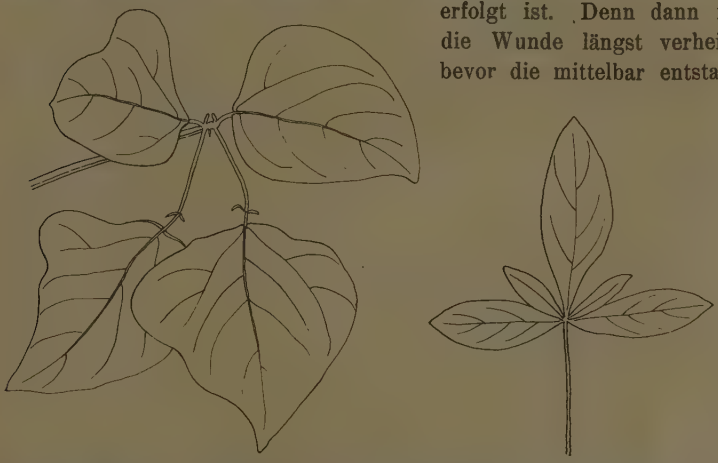

Fig. 12. Phaseolus multiflorus. An Stelle eines Endblattes sind deren zwei vorhanden, die annähernd gleich groß und symmetrisch gestellt sind. Laburnum vulgare. Zwei kleine Blätter treten zwischen den großen auf, welche den normalen entsprechen. Da das Gesamtblatt symmetrisch bleibt, unterbleibt eine Stielkrümmung. $^1/_2$ nat. Gr.

dene asymmetrische Verteilung der Blattabschnitte eine seitliche Verschiebung veranlaßt, falls nicht einseitige Verwundung unmittelbar zu Verkrümmungen führt. Auch die von Karzel (1924) durch Verletzung der Knospen künstlich erzielten Verkümmerungen, Spaltungen und Verwachsungen an Blättern hatten gleiche Folgen. Belege für diese, erst mehrere Jahre später beachtete Erscheinung befinden sich noch in der Institutssammlung (vgl. auch Fig. 11, S. 74).

Ganz ohne Verletzungen entstehen noch dadurch Asymmetrien, daß bei weißbunten Pflanzen oft eine Hälfte eines Blattes weiß, die andere grün ist oder sich Annäherungen an diesen Zustand finden. Dann ist gewöhnlich die weiße Hälfte wegen schlechterer Ernährung kleiner als die grüne, wie ich es z. B. bei Plectranthus fand, und wie

es Herr Dr. Walter Schwarz laut brieflicher Mitteilung unlängst bei Campanula spec. beobachtete. Auch in diesen Fällen war stets nicht nur die Mittelrippe, sondern auch der Blattstiel nach der weißen Seite hin gekrümmt. Dasselbe ist aus einer von Goebel (1927, S. 348) wiedergegebenen Photographie von Abutilon zu ersehen.

Fig. 13. Phellodendron japonicum. Ein unpaarig, ein paarig gefiedertes Blatt und eine Übergangsform. Die Stellung der Blättchen entspricht den Gleichgewichtsverhältnissen.

Von allerhöchster Bedeutung für unsere Frage ist nun aber das Experiment, das die Natur an gewissen Arten regelmäßig anstellt, wo ohne Eingriff und auch nicht als teratologische Absonderlichkeit, stets asymmetrische Blätter entstehen. Sobald mir der Gedanke kam, war ich höchst gespannt; wie sich solche Blätter verhalten, ob hier entsprechende Blattstielkrümmun-

gen vorkommen, die zu einer symmetrischen Verteilung der Drehmomente führen. Bei Tilia, Ulmus, Pellionia war das in der Tat der Fall; doch ist hier die Abweichung von der Symmetrie nicht so groß, daß die bezeichnende Verschiebung der Mittelrippe aus der Richtung des Ansatzes am Stengel immer deutlich würde.

Bei Begonia, dem ausgeprägtesten „Schiefblatt" ist das Blatt bei einigen Arten nicht flach ausgebreitet: B. incarnata, oder es ist nicht horizontal gerichtet: B. Rex. Das erschwert etwas die Beurteilung; doch ist auch bei diesen Arten, noch deutlicher bei B. maculata und B. manicata das gesuchte Phänomen deutlich (Fig. 20, S. 99). Die Spitze der Mittelrippe und damit des ganzen Blattes steht ganz nach der Seite, oft ungefähr senkrecht auf der Verlängerung des Stieles. Das ist ein Ausschlag, wie man ihn auch bei den am besten reagierenden anderen Objekten durch Halbierung nicht erzielen kann. Es ist klar, daß diese Anordnung es dem Blatte sehr erleichtert, seine gewöhnliche Stellung zum Horizont einzunehmen. Man kann nicht einwenden, daß die Asymmetrie schlechterdings mit einer Beiseitedrängung der Mittelrippe verbunden sein muß, oder daß das Kausalverhältnis umgekehrt ist. Dazu stimmt die Gleichgewichtsverteilung offensichtlich zu gut. Eine andere Frage ist es, ob wir den Zusammenhang nur teleologisch nehmen dürfen oder ob auch ein entsprechender Kausalzusammenhang besteht, wie bei den durch Operation unsymmetrischen Blättern (vgl. S. 104f.). Auch bei Mimosa sensitiva ist die Asymmetrie und die damit verbundene Winkelabweichung der Mittelrippe deutlich. Die Abbildung bei Goebel (1927, S. 358) zeigt das auf der rechten Seite ganz richtig. Die linke dürfte ebenso beschaffen gewesen sein.

VI. Künstliche Verschiebung des Gleichgewichtes.

Wenn wirklich, wie Härdtl will, die Störung des Gleichgewichtes die Hauptursache der geschilderten Lageänderungen ist und nicht die Verwundung oder irgendein, allerdings ziemlich unklarer, korrelativer Einfluß der Symmetriestörung, so muß sich das experimentell beweisen lassen.

a) Ausgleichsgewicht. Die vermutungsweise als Reizanlaß angesehene Torsion des Blattgrundes oder Stieles kann bei einseitiger Resektion aufgehoben werden, indem man an Stelle des Gewichtes der entfernten Spreitenhälfte ein Ersatzgewicht anbringt. Diesen Weg hat schon Härdtl (S. 287f.) beschritten. Er schließt aus seinen Ergebnissen bei einer ganzen Anzahl von Arten, daß „bei Resektion und darauf

folgender Spreitenbewegung einseitigem Wachstum[1]) und Wundreizung keine besondere Bedeutung beim Zustandekommen einer bestimmten Endlage zukommt und jedenfalls durch die Reizwirkung des Drehmomentes übertroffen wird." Gleich ihm fand ich, daß nach Anbringung eines Gegengewichtes jede Bewegung einer halbierten Spreite ausbleibt, während gleichartige Kontrollversuche die übliche seitliche Verschiebung ergeben. Die Anbringung des Ausgleichsgewichtes kann bei fingerförmig geteilten Blättern, wie Aesculus, Cecropia, Aralia leicht ohne Verwundung geschehen, indem Strohhalme oder Aluminiumdrähte als Hebel verwendet und zwischen den Blättchen durchgeschoben werden. Übrigens hat die Verwundung bei dieser Fragestellung auch gar nichts zu sagen, da ohnehin eine Blatthälfte abgeschnitten wird, und so kann man auch einen Draht durch die stehen bleibende Spreitenhälfte stecken oder von der zu entfernenden Hälfte einen starken Seitennerv stehen lassen und diesen zur Anbringung des Ausgleichsgewichtes verwenden. All das hat keinen Einfluß auf den Ausgang des Versuches, wie entsprechende Kontrollversuche zeigten. Als Gewichte wurden Drahthäkchen verschiedener Größe verwendet. Auf das Ausmaß der Last kam es nicht genau an. Es genügt, daß die bei den großen Versuchsblättern leicht erkennbare Senkung der verbleibenden Blatthälfte dem Augenmaß nach ausgeglichen wird.

Das Ergebnis war immer eindeutig, so daß es kaum nötig ist, Versuchsprotokolle wiederzugeben. In keinem der mannigfach variierten, zahlreichen Versuche trat die bekannte Krümmung auf, während sie bei den erprobten Arten sonst nie ausblieb. Ist das Ausgleichsgewicht zu gering, so hemmt es die Bewegung nur, ohne sie ganz zu hindern, wie das bei Aesculus beobachtet wurde:

An sechs Blättern mit je fünf Blättchen wurde die eine Hälfte entfernt, und zwar so, daß vom Mittelblättchen die eine Spreitenseite mit der Mittelrippe und von einem starken Seitenblatt nur die Mittelrippe stehen blieb. An dieser Seitenrippe wurde bei drei Pflanzen ein kleines Gewicht befestigt. Bei allen Blättern krümmte sich das halbierte Mittelblättchen, wie das immer der Fall ist, wenn die Versuchsblätter noch wachsende Spreiten haben. Von den unbelasteten Blättern hatten zwei schon nach 2 Tagen, das dritte etwas später die übliche Krümmung des Stieles dicht unter dem Spreitenansatz. Aber auch die Blätter mit Gegengewicht reagierten, wenn auch langsammer und schwächer. Bei einem war das schon nach 4 Tagen deutlich, nach 9 Tagen bei allen. Bei den Blättern mit Ausgleichsgewicht betrug der Krümmungswinkel etwa 25°, bei den anderen 40—45°. Verstärkung der Gewichte hatte ein Zurückgehen der Krümmung zur Folge.

---

1) Warum einseitiges Wachstum keine Rolle spielen soll, ist schwer zu verstehen, wo es sich doch um eine Wachstumskrümmung handelt.

Da diese Versuchsanstellung für die Beurteilung der Gewichtsverhältnisse als Ursache der Reaktion besonders wichtig ist, wurde sie in zahlreichen Einzelexperimenten auf verschiedene Arten angewendet, immer mit dem gleichen Erfolg. Mit Phaseolus multiflorus, Acer platanoides und Acer Pseudoplatanus wurde der Versuch wiederholt angestellt, außerdem mit Senecio platanifolius, Sparmannia africana, Cecropia palmata und Aralia Baueri, immer mit mehreren, mindestens zwei Blättern. Der Unterschied zwischen den Blättern mit und ohne Gegengewicht war so groß, daß ein Zweifel an der grundsätzlichen Allgemeingültigkeit des Ergebnisses nicht aufkommen konnte. Außerdem konnte man sich durch nachträgliche Entfernung des Gewichtes leicht davon überzeugen, daß das Ausbleiben der Reaktion nicht etwa auf mangelnder Reaktionsfähigkeit beruht; denn nun trat die Krümmung nachträglich ein.

b) Unterstützung. Härdtl (S. 289) hat mitgeteilt, daß eine Unterstützung der einseitig resezierten Blattspreite die Einstellung in die sonst gewonnene Lage verhindere. Dieses Ergebnis ist auch zu erwarten, wenn seine Vorstellungen richtig sind, denn dadurch wird die Torsion als Auswirkung des ungleichen Drehmomentes unterbunden. Die Versuchsanstellung ist nicht genau angegeben und mir auch nicht bekannt. Ich fand es nicht leicht, die Unterstützung in einwandfreier und doch wirksamer Weise zu gestalten. Drahtbügel, die mit Hilfe von Bunsenstativen in der richtigen Höhe gehalten wurden, erwiesen sich bei Fraxinus und Acer nicht als geeignet. Die kleinste Hebung oder Senkung der Spreite vereitelte eine noch so sorgfältige Einstellung. Wurde die Stütze von unten gegen die Spreite gedrückt, so daß sie das Blatt etwas hob, so wich es seitlich aus. Unterblieb der Druck, so war ein gleichmäßiges Anliegen kaum zu erzielen. So oder so entstanden leicht seitliche Krümmungen, deren Ursache eine Torsion nach der einen oder anderen Seite sein konnte, ohne daß das nachträglich festzustellen war. Man muß bedenken, daß die nach dem Halbieren entstehenden Torsionen auch nur wenige Bogengrade betragen.

Aus diesem Grunde wurde in neuen Versuchen die Unterstützung elastisch gemacht. Das gelang, indem an halbierten Blättern von Acer Pseudoplatanus nahe der Spitze des längsten Seitenzipfels ein Faden befestigt wurde, an den sich ein langer, dünner Gummifaden anschloß. Dessen Ende konnte mit Zahn und Trieb gehoben und gesenkt werden[1]),

1) Das für solche u. a. Zwecke von mir angegebene Stativ wird von den mechanischen Werkstätten Edmund Bühler in Tübingen hergestellt. Eine Preisliste soll in kurzem erscheinen.

so daß eine genaue Anspannung leicht zu erreichen war. Auf diese Weise konnte eine leichte Spannung gegeben werden, ohne daß das Blatt auswich. Auch machten kleine Vertikalbewegungen die Unterstützung nicht unwirksam. Der Versuch wurde im ganzen mit fünf Blättern durchgeführt. In vier Fällen war selbst bei einer Versuchsdauer von 6 Tagen, während deren die Einstellung immer wieder geprüft und reguliert wurde, keine Reaktion wahrnehmbar; die nicht unterstützten Kontrollblätter jedoch reagierten stark in der üblichen Weise. In einem Falle war über Nacht durch Wachstumsbewegung die Spannung aufgehoben worden, was mit Sicherheit erkennbar war. Hier trat Reaktion ein.

c) Einseitige Belastung. Besonders beweiskräftig müßten Versuche sein, in denen ohne irgendeine Verwundung das Gleichgewicht durch Anbringung eines Zusatzgewichtes gestört, und dadurch eine seitliche Verschiebung der Spreite hervorgerufen würde. Härdtl (S. 285) berichtet auch über derartige Versuche mit positivem Ergebnis, welche er an nicht näher bezeichneten Blättern mit ebenfalls nicht genauer ersichtlichem Erfolge anstellte.

In meinen Versuchen wurde die Belastung in der Weise erzielt, daß als Träger der Gewichte entweder feine Fäden oder Aluminiumdrähte an einer starken Seitenrippe befestigt wurden, wobei die Verwundung so schwach wie möglich gehalten wurde; oder es wurden längere, hebelartig wirkende Aluminiumdrahtstücke durch die Spreite gestochen, was mehrere Verletzungen der Speite zur Folge hatte. Die Ergebnisse waren nicht anders als wenn jede Verwundung vermieden wurde, was bei geteilten Blättern in der von Härdtl (Taf. V, 2, 3) angegebenen Weise, bei starken Blättern durch Verwendung eines Klebstoffes erreicht werden konnte.

Anfangs waren die Versuche alle negativ: Bei Phaseolus multiflorus, Acer platanoides und Acer Pseudoplatanus traten keine Reaktionen ein.

In späteren Versuchen wurde geprüft, ob nicht eine stärkere Belastung wirksamer sei. Bei Aralia Baueri wurden fünf Blätter an Aluminiumhebeln belastet, und zwar so, daß eine eben merkliche Senkung nach der belasteten Seite hin eintrat, wozu bei älteren Blättern ein deutlich größeres Gewicht nötig war als bei jüngeren. Nach 2 Tagen waren teilweise Andeutungen einer Reaktion erkennbar. Diese schritten aber nicht fort, so daß das Ergebnis nach 11 Tagen zweifelhaft war, obgleich halbierte Blätter kräftig reagiert hatten. Nun wurde die Be-

lastung verstärkt. Nach weiteren 6 Tagen waren an vier Blättern Krümmungen von etwa 15° eingetreten.

Senecio platanifolius zeigte an vier behandelten Blättern nach 3 Tagen die ersten Anfänge, nach 5 Tagen eben deutliche, nach 11 Tagen gute Reaktion, die nicht hinter der der halbierten Kontrollblätter zurückblieb. Nach 25 Tagen waren 2× ca. 20°, 1× 12—15° erreicht, ein Blatt hatte nicht reagiert; aber hier war das als Gewicht dienende Drahthäkchen abgefallen. Die Gewichte betrugen ca. 2—2,5 g und hingen 7—9 cm seitlich von der Mittelrippe entfernt.

Sambucus nigra wurde auf verschiedene Weise behandelt, bot aber wegen der Stärke der Stiele und der Zartheit der Spreite besondere Schwierigkeiten. Meist trat keine Reaktion auf. Als einmal an einem zwischen Blättchen und Spindel ohne Verwundung durchgesteckten Draht ein so starkes Gewicht befestigt wurde, daß die Torsion etwa 30° betrug, bog sich der ganze Spitzenteil des Blattes nach der dem Gewicht entgegengesetzten Seite, was wir eine positive Reaktion nennen wollen. Der Versuch hatte zweimal dasselbe Ergebnis.

Acer Pseudoplatanus wurde z. B. in einer Versuchsreihe an drei Blättern schwach belastet. Nach 1 Woche war 2× schwache Reaktion eingetreten. Auch nach 11 Tagen war die Reaktion nicht deutlich. Nach 20 Tagen wurde die Belastung verstärkt. Sie betrug nun 1—1,4 g in 5—7 cm von der Mittelrippe bei recht kräftigen Blättern. Nach weiteren 6 Tagen hatten die Krümmungen bei allen drei Blättern 40—45° erreicht. Weitere Versuche bestätigten die Erfahrung, daß zur Erzielung einer Reaktion durch einseitige Belastung das Übergewicht so groß sein muß, daß eine starke Torsion eintritt, und daß man etwas länger darauf warten muß als auf die Krümmungen nach Halbierung der Spreite.

Außer an den genannten Pflanzen wurden noch bei Cecropia palmata und Aesculus Hippocastanum positive Ergebnisse erzielt und die an Senecio, Aralia, Acer, Cecropia und Aesculus mit gleichem Erfolg zu anderer Zeit wiederholt. Somit kann das positive Ergebnis als sichergestellt gelten. Jedoch sind diese Experimente nie so zuverlässig reproduzierbar wie die anderen, in dieser Arbeit mitgeteilten. Es muß daher noch ein Faktor mitspielen, der bisher unberücksichtigt blieb, und den Härdtl übersehen hat. Diesem gilt der nächste Abschnitt.

d) Verwundung und Belastung. Bei einseitiger Belastung kommt zu der Torsion noch eine Senkung der Spreite infolge des vermehrten Gewichtes, während nach Entfernung einer Blatthälfte im Gegenteil das Blatt sich etwas hebt. Außerdem unterbleibt im ersteren Falle

die starke Verwundung. Beide Unterschiede gegenüber dem Grundversuch fallen fort, wenn die Spreite quer halbiert und dann einseitig belastet wird. Solche Versuche wurden daher angestellt, um zu entscheiden, ob auf diese Weise die unregelmäßige Reaktionsweise bei einseitiger Belastung in die regelmäßige halbierter Blätter verwandelt werden kann. Um die Versuche genügend variieren zu können, wurden sie nur mit Acer Pseudoplatanus und Phaseolus multiflorus angestellt, und zwar an kräftigen Blättern eingetopfter Bäumchen resp. älterer Pflanzen.

Die Resektion betraf etwa $^1/_3$—$^1/_2$ der Spreite von der Spitze her. Belastung erfolgte an einem durch die Spreite gesteckten Aluminiumdrahthebel. In einem Falle war schon nach 1 Tage eine schwache, nach 2 Tagen eine deutliche Krümmung der zwei Versuchsblätter erfolgt, während der Parallelversuch ohne Resektion noch keine Veränderung zeigte. In einem anderen Falle war ebenfalls nach 2 Tagen schon eine sehr deutliche Reaktion der drei Versuchsblätter zu sehen, die nach 25 Tagen 30—35° erreichte (Fig. 14). Phaseolus verhielt sich ebenso. Hier waren die Ausschläge eher noch stärker. Ohne Verwundung war in allen Fällen die Reaktion träger und undeutlicher.

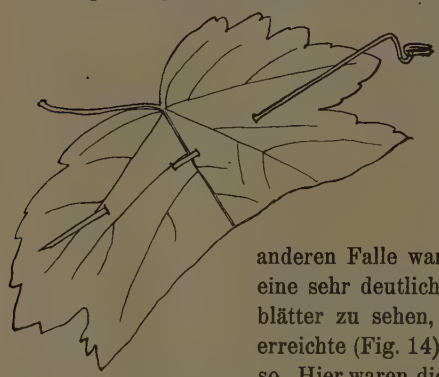

Fig. 14. Acer Pseudoplatanus. Das quer halbierte, seitlich belastete Blatt hat eine sehr starke Krümmung des Stieles von etwa 120° durchgeführt. $^3/_4$ nat. Gr.

In anderen Versuchen wurden Acer-Blätter durch zwei Schnitte parallel mit der Mittelrippe ungefähr in der Mitte zwischen dieser und den äußersten Spitzen reseziert und dann an Drahthebeln einseitig belastet. Von drei Versuchsblättern hatten nach 6 Tagen zwei etwas reagiert, nicht anders als bei den Kontrollblättern ohne Resektion. Die genaue Übereinstimmung ist wohl Zufall; aber es scheint doch, als ob diese Operationsart keine Verstärkung der Reaktion auf einseitige Belastung bewirkte, wie es bei der anderen der Fall war. Dies sicher zu stellen habe ich nicht unternommen; ebensowenig zu entscheiden, ob die Verwundung oder die Belastungsunterschiede das Entscheidende sind. Bei den schwankenden Differenzen hätten dazu zahlreiche Messungen mit statistischer Auswertung durchgeführt werden müssen. Nach allen Erfahrungen mit im ganzen vielen hundert Einzelversuchen neige

ich aber doch dazu, der Verwundung neben der Gewichtsverschiebung eine Rolle beim Ausfall des Grundversuches zuzuschreiben.

e) Änderung des Drehmomentes durch Zwangslage. Eine asymmetrische Gewichtsverteilung ohne Verwundung kann außer in teratologischen Fällen und bei einseitiger Belastung auch durch künstliche Verschiebung der Teile zustande kommen. Das ist wertvoll um weiteren Aufschluß über die Bedeutung von Verwundung und Ungleichgewicht für die Verschiebung zu bekommen. Ein derartiger Versuch wird schon von Härdtl (S. 286) angegeben. Er faltete die Spreite bei Catalpa durch „scharfe Biegung längs der Mittelrippe ohne Knickung der Seitenrippen". Dadurch wurde eine Verlegung des Schwerpunktes aus der Mittellinie nach einer Seite hin bewirkt, auf die eine Krümmung des Stieles nach der entgegengesetzten Seite folgte. Aus der Beschreibung kann man sich kein klares Bild machen. Wie groß die Gewichtsasymmetrie war und wie die Spreite verhindert wurde sich wieder mehr oder weniger flach zu legen, ist nicht zu ersehen.

Mir schienen derartige Versuche wichtig, denn sie bieten den Vorteil, daß das Gesamtblattgewicht nicht verändert, der Gewichtsunterschied auf den beiden Seiten aber nahezu doppelt so groß ist als bei Entfernung der einen Längshälfte der Spreite. Dadurch müssen die Bedingungen für eine Reaktion unterhalb des Blatt- oder Blättchenansatzes besonders günstig sein. Der Versuch erlaubt zwei verschiedene Ausführungsformen, je nachdem, ob er mit ganzen oder geteilten Blättern angestellt wird. Im ersteren Falle muß die eine Blatthälfte über oder unter die andere gebogen werden, wie es Härdtl getan hat. Ich fand es aber nötig, durch eine Klammer von Aluminiumdraht, an deren Stelle später — als ich mich von der Unbedenklichkeit kleiner Verwundungen überzeugt hatte — das Zusammenstecken mit sehr feinen Glasnadeln trat, die Blatthälften in ihrer Zwangslage festzuhalten. Zusammenkleben mit Klebwachs oder Binden mit Bast bewährte sich nicht, da beides sich wieder löste. Es kommt natürlich sehr darauf an, daß die Asymmetrie erhalten bleibt, was nicht ganz leicht zu erzielen ist.

Der Versuch wurde in dieser Form bei Acer Pseudoplatanus und den Endblättchen großer Fraxinusblätter angestellt, und hatte bei beiden den erwarteten Erfolg; doch war die Krümmung nicht sehr ausgiebig, weil die vereinigten Blatthälften nach unten hingen, wie es nicht anders sein konnte. Die andere Ausführungsform, bestehend in dem Hinüberlegen eines Seitenblattes auf die andere Seite und Zusammenheften mit dem Gegenblatt durch eine Aluminiumdrahtklammer, wurde bei den Endblättchen von Fraxinus und Sambucus 1928 mit sehr schönem

Erfolg angewendet (Fig. 15). Schon nach 2 Tagen hatten sich an zwei Blättern von Fraxinus und nach 4 Tagen an vier Blättern von Sambucus die Endblättchen nach der von den zusammengehefteten Blättchen abgekehrten Seite gekrümmt. 1931 wurde der Versuch an je vier Blättern von Fraxinus, Sambucus und Aesculus wiederholt, wobei immer die hinter dem Spitzenblättchen stehenden Blättchen mit einer Glasnadel zusammengesteckt wurden. Nach 1 Tage war die Reaktion deutlich bei Fraxinus, schwach bei Sambucus, fehlend bei Aesculus. Nach 2 Tagen war immer noch bei Aesculus nichts zu sehen, während die beiden anderen Arten durchweg stark reagiert hatten (Fig. 16). Bei Aesculus dauerte es lange, aber bei einer Wiederholung ergab sich doch nach 3 Wochen ein deutlicher Ausschlag. Der Unterschied zwischen den Arten entspricht dem bei dem ersten Versuche, resp. der sonstigen Erfahrung, daß Aesculus träge reagiert.

Fig. 15. Fraxinus excelsior. Die zwei letzten Seitenblättchen durch Drahtklammer vereinigt. Das Spitzenblatt weicht seitlich aus. (5 Tage.)

Fig. 16. Fraxinus excelsior. Zwei Blättchen eines jungen Blattes mit Glasfäden zusammengesteckt. Starke Reaktion des Endblättchens.

VII. Bedeutung der Schwerkraft und des Lichtes.

Wenn die Störung des Gleichgewichtes den Reizanlaß für die geschilderten Bewegungen darstellt, so spielt dabei die Schwerkraft eine

Rolle. Nicht in der Weise, daß es sich um eine Form geotropischer Krümmung handelte, sondern dadurch, daß das im Schwerpunkt vereinigt gedachte Gewicht der Blatthälften einen der Faktoren des Drehmomentes ausmacht. Wenn wir daher die Bedeutung des Gleichgewichtes (oder Ungleichgewichtes) prüfen wollen, so können wir zwar weder die Gravitation noch die Masse des Blattes ausschalten, wohl aber ihre einseitige Wirkung durch wechselnde Angriffsrichtung der Erdschwere kompensieren. Das Ergebnis müßte sein, daß die seitliche Verschiebung, die wir zu analysieren versuchen, unterbliebe.

Für solche Zwecke besitzen wir den Klinostaten. Wir dürfen nur nicht vergessen, daß wir durch seine Anwendung Veränderungen der geotropischen Gleichgewichtslage hervorrufen, die zu andersartigen und vielleicht störenden Reaktionen führen. Blätter machen auf dem Klinostaten bekanntlich sogenannte epinastische Reaktionen, mit deren schwieriger Analyse wir uns hier nicht beschäftigen wollen. Ich hegte anfangs die Hoffnung, daß es vielleicht Blätter geben könne, die sich an der horizontalen Achse des Klinostaten nicht zurückkrümmen. Bisher sind ja nicht sehr viele Blattarten daraufhin untersucht worden. Es ist mir aber nicht gelungen, solche Versuchsobjekte zu finden, und das ist sicher kein Zufall. Die Epinastie hängt mit der normalen, geotropischen Ruhelage plagiotroper Blätter zusammen. Trotzdem habe ich Versuche am Klinostaten gemacht. Es handelte sich um ein elektrisch betriebenes Drehwerk (Abbildung bei Pringsheim 1931, S. 102), das im Vorraum des Gewächshauses aufgestellt wurde und bei einiger Wartung wochenlang ohne Störung arbeitete.

Versuchsobjekte waren: Acer Pseudoplatanus und A. platanoides, Sambucus nigra, Fraxinus excelsior, Phaseolus multiflorus (Primärblätter) und Begonia maculata. Immer wurden die Stengel resp. Stämmchen an in den Töpfen steckenden Stäben mit Bast gut fixiert, die Erde durch ein passend ausgeschnittenes Blech am Herausfallen gehindert. Das Licht fiel vorwiegend von oben ein. Es machte keinen Unterschied, als es von oben durch Schirme abgeblendet und in Richtung der Drehachse auf die Blätter gelenkt wurde. Immer trat Epinastie ein, am stärksten an jungen Eschenblättern, am wenigsten bei Begonia. Auf Grund aufmerksamer Beobachtung gelang es aber, die dadurch bewirkten Störungen unschädlich zu machen.

Einige Versuche sollen geschildert werden:

1. Zwei junge Bäumchen von Acer platanoides mit je zwei entwickelten Blattpaaren. Alle Blätter werden halbiert. Das eine Exemplar wird an der vertikalen, das andere an der horizontalen Achse gedreht. Beginn 24. Mai 1928. Nach

2 Tagen am Kinostaten starke Epinastie, keine einheitlichen Krümmungen. 27. Mai vertikal, 1× deutliche Reaktion (im folgenden mit + bezeichnet). Horizontal keine seitliche Reaktion (Ø). 30. Mai vert., 3× +, 1× Ø, horiz. Ø (1× ein wenig nach der verkehrten Seite gekrümmt). 7. Juni vert., 3× ++, 1× +, horiz. 1× +?, bei den anderen vielleicht eine schwache Andeutung von Krümmung dicht unter der Spreite. Die Epinastie erschwert die Beurteilung. Um zu sehen, ob sie zurückgeht, wird der Topf von 12 Uhr ab an der vertikalen Achse gedreht. 20 Uhr, Epinastie beginnt zurückzugehen, 3× + (!). 8. Juni. Epinastie verschwunden, die jungen Blätter deutlich +, von den älteren 1× +?. Eine sichere Entscheidung in unserer Frage ist auf diese Weise nicht zu erzielen, denn die Epinastie kann die Verhältnisse an der Reaktionsstelle so verändern, daß dadurch die Reaktion ausbleibt.

2. Zwei möglichst gleiche Bäumchen von Acer platanoides mit einem größeren und einem noch sehr kleinen Blattpaar. Die ersteren werden halbiert. Ein Exemplar horizontal, eins vertikal gedreht. Beginn 7. Juni 1928, 12 Uhr. 8. Juni. 10 Uhr Beginn der Epinastie; 5 Uhr Epinastie bei den jungen Blättern deutlich. 9. Juni. Epinastie stark, bis zur Parallelstellung der Spreiten mit der Achse. An der aufrechten Pflanze deutlich 4× +. 11. Juni. Epinastie noch stärker, horiz. drei Blätter trotz Klinostatendrehung +, vert. 3× ++, 1× +. 19. Juni. Horiz. Blätter im Basalgelenk stark epinastisch rückwärts gekrümmt, Spreite parallel der Achse. 3× + (ohne Zweifel), 1× Ø. Vert., 4× ++.

3. Zwei Bäumchen von Acer Pseudoplatanus mit mehreren Blattpaaren. Von je zwei opponierten Blättern das eine halbiert. Eins der Bäumchen an den Klinostaten, eins aufrecht daneben gestellt. Beginn 4. Mai 1931. 5. Mai. Aufrecht +, gedreht Ø. 6. Mai. Aufrecht 30° und 40°, gedreht 0° und ca. 10°. Die Epinastie war hier nicht stark. Der Versuch konnte nicht fortgesetzt werden, weil der Klinostat stehen blieb.

4. Acer Pseudoplatanus. An beiden Bäumchen ein älteres und ein jüngeres Blatt operiert. Das erstere in der Spreite nahezu ausgewachsen. Eine Pflanze horizontal gedreht, eine aufrecht stehend. Beginn 9. Mai 1931. 11. Mai. Am Klinostaten: stark epinastisch, Ø. Aufrecht: älteres Blatt 30°, jüngeres 15°.

5. Drei Bäumchen von Acer Pseudoplatanus. Mit Hilfe von gebogenen Drähten und Bast werden die Stiele der Versuchsblätter so bandagiert, daß sie ihren Winkel gegen das Stämmchen nicht ändern können. Wohl aber wäre eine Gleichgewichtsreaktion am oberen Stielende möglich. Je zwei opponnierte Blätter an allen drei Pflanzen halbiert, wobei auf möglichste Gleichartigkeit der Versuchsblattpaare geachtet wird. Zwei Pflanzen an den Klinostaten, eine aufrecht. Beginn 12. Mai 1931. 13. Mai. Kontrolle +, 25° und 30°, Versuchspflanzen: 5°, 15°, 0° und 5°. Die Krümmungen erfolgen trotz Anbinden hauptsächlich im geschienten Teil. Im übrigen junge Blätter stark, ältere fast gar nicht epinastisch.

6. Fraxinus excelsior. An den Versuchsblättern und an Kontrolle Blättchen einer Seite entfernt. Ein Bäumchen an horizontaler Achse rotiert und von oben beschattet. Beleuchtung durch Spiegel in ungefähr wagerechter Richtung von der Spitze des Bäumchens her. Daneben aufrechtstehende Kontrollpflanze von oben beleuchtet.

Es fällt auf, daß sich ein Blatt der Versuchspflanze gleich nach der Operation krümmt. Hierbei ist offensichtlich Gewebespannung die Ursache. Bei jungen Blättern hat eine Operation oft diese Folge.

Die Epinastie ist trotz Vorderlicht sehr stark, so daß die Beurteilung erschwert wird; doch tritt schon nach kurzer Zeit ein Krümmung im erwarteten Sinne bei allen vier operierten Blättern ein, die aber als unmittelbare Folge der Gewebespannung aufgefaßt wird. An älteren Blättern entsteht am Klinostaten keine seitliche Krümmung, wohl aber noch starke Epinastie.

7. Junge, zweiblättrige Keimpflanze von Acer platanoides. Beide Blätter halbiert. Am Klinostaten bald Hyponastie, die Blätter gehen mit der Oberseite zusammen. Nach 9 Stunden ist die Hyponastie verschwunden, die Blätter haben ungefähr die Normallage und keine seitliche Bewegung ausgeführt. Am Kontrollexemplar keine schwache Reaktion.

Am nächsten Morgen sind die Blätter weder hypo- noch epinastisch und zeigen keine Reaktion, die bei der Kontrolle etwa 15° erreicht hat. Nach 4 Tagen ist die Epinastie stark, und auch die seitliche Krümmung ist eingetreten.

8. Acer Pseudoplatanus. Bandagierung wie bei Vers. 5, Beleuchtung wie bei Vers. 6. Am nächsten Tage fast normale Blattstellung, Blattspitzen nur wenig gesenkt. Reaktion nach der Seite 0° und 5°, Kontrolle etwa 35°.

9. Acer platanoides. Nach 3 Tagen an der Klinostatenpflanze noch keine seitliche Krümmung. Nach 5 Tagen deutliche Reaktion 15—20° und 30—35°.

Als Ergebnis dieser Klinostatenversuche darf gesagt werden, daß Rotation operierter Blätter um die horizontale Achse die seitliche Reaktion abschwächt und verzögert, aber nicht ausschaltet. Eine weitere Analyse dieser Befunde würde zu weit führen. Erstaunlich oder mit anderen Beobachtungen unvereinbar sind sie nicht, denn ebenso wie beim Geotropismus ist auch hier während der Rotation eine Reizung möglich. Da Ober- und Unterseite sich verschieden verhalten, ist es nicht nötig, daß die Impulse sich gegenseitig aufheben.

Auch mit Schiefblättern wurden Klinostatenversuche angestellt. Da sogar dorsiventrale Blüten am Klinostaten radiär werden können, schien es nicht ausgeschlossen, daß die Asymmetrie aufgehoben oder abgeschwächt werden könne. Die reizphysiologischen Beziehungen wären allerdings andere gewesen. Ein Erfolg wurde nicht erzielt. Verwendet wurden junge Begoniapflanzen, hauptsächlich von B. maculata, an denen sich entwickelnde Blätter vorhanden waren. Obgleich manche Pflanzen bis 10 Tage rotiert wurden und während dieser Zeit Blätter entfalteten, wurden keinerlei Stellungsänderungen gegenüber dem Normalfall beobachtet. Die Ablenkung der „Mittelrippe“ (vgl. Goebel 1927, S. 350/51) aus der Richtung des Stieles ist also genetisch festgelegt und nicht entwicklungsmechanisch bedingt. Daraus ist jedoch nicht zu schließen, daß sie unveränderlich ist, wie wir später sehen werden (S. 99).

Umkehrversuche, die im Anschluß an die Klinostatenversuche angestellt wurden, führten zu keinem besseren Ergebnis. Ich ging so vor, daß ich Keimpflanzen von Phaseolus multiflorus und Bäumchen

von Acer pseudoplatanus mit den Achsen an Stäbe befestigte und die Blatteile bandagierte wie oben beschrieben. Darauf wurden die Töpfe mit den Pflanzen in verkehrter Lage auf Holzstäbe gelegt. Eine Reaktion im erwarteten Sinne trat immer ein, sobald die Spreiten durch Torsion ungefähr die normale Lage erreicht hatten. Eine Reaktion nach der falschen Seite, die für möglich gehalten wurde, konnte nicht sicher beobachtet werden.

Nach Härdtl (S. 286) hat das Licht keine Bedeutung für die Gleichgewichtsbewegungen. Es scheint nur Versuche an Cecropia mit gleichzeitiger Belastung und Verdunkelung und ohne Kontrollen angestellt zu haben. Nun sind an sich Belastungen wenig wirksam. Mißtrauen war daher angebracht. Wirklich kann ich Härdtls Angabe nicht bestätigen. Wenigstens gehen bei Acer und Phaseolus, die ich wegen der leichteren Beschaffung genügend zahlreichen Materiales vorzog, die Bewegungen nach Verwundung im Finstern öfters gar nicht, und immer nur schwach vor sich. Das ist nicht erstaunlich, wenn man bedenkt, daß Laubblätter fast in jeder Hinsicht, besonders aber im Wachstum, so stark vom Licht abhängig sind. Auch bei Cecropia konnte ich keine seitlichen Verschiebungen an halbierten Blättern beobachten, wenn die Pflanzen im Gewächshaus unter einen Zinksturz kamen, was Härdtls Versuchsanordnung entspricht. Bei Sambucusblättern, denen das End- und ein Seitenblättchen genommen worden war, war unter dem Sturz nach 2 Tagen eine deutliche Reaktion, wie am Licht, zu erkennen. Die Blätter dieser Schattenpflanze vertragen auch ein mehrtägiges Verdunkeln besser als die der drei anderen Gewächse, deren Blätter am Schlusse des Versuches schon gelblich verfärbt waren. Außerdem sind junge Sambucusblätter ein besonders schnell reagierendes Material.

Für den eigentlichen Reaktionsvorgang dürfte das Licht allerdings keine Bedeutung haben. Es ist nur nötig, um die Reaktionsfähigkeit zu erhalten. Man könnte vielleicht auch an die Mitwirkung einer phototropischen Reaktion in der Weise denken, daß durch das Fortfallen der phototropischen Reizung der einen — abgeschnittenen — Blatthälfte etwas ähnliches bewirkt würde wie bei einseitiger Verdunkelung (Ball 1923, Raydt 1925). Aber das kann nicht richtig sein, denn die Reaktion ist genau umgekehrt als bei dieser Annahme erwartet werden müßte. Das Blatt rückt aus der Beschattung heraus, dreht sich aber nach der resezierten Seite hin. Man muß sogar annehmen, daß bei der von uns beschriebenen Reaktion noch die phototropische Tendenz überwunden werden muß. Dagegen wird man sich in Zu-

kunft bei Phototropismusversuchen, insbesondere solchen, welche mit einseitigen Belastungen oder gar Verwundungen verbunden sind, durch ausreichende Kontrollen vor Irrtümern schützen müssen.

VIII. Verschiedene Resektionsweisen.

Eine weitere Klärung der Erscheinungen nach Symmetriestörungen und ihrer Ursachen wurde von einer möglichst großen Abwandlung der Operationsweise erhofft.

a) Das Alter des Blattes zur Zeit der Operation ist schon von Němec beachtet worden: „Die in einem womöglich (soll wohl heißen „möglichst") frühen Entwickelungszustande befindlichen Blätter wurden operiert, hierauf der Entwickelung bis zum definitiven Zustande überlassen" (S. 1). Ob eine Beobachtung in der Zwischenzeit stattfand, ist nicht zu ersehen. Eine solche ist aber von Interesse. Das geht schon aus einer Bemerkung von Goebel (S. 99, Erklärung zu Fig. 24) hervor, nach der ein in frühester Jugend operiertes Blatt von Robinia Pseudacacia die Umwandlung einer Seitenfieder in eine scheinbare Endfieder nicht sogleich zeigte: „Die Änderung der Stellung der Fieder erfolgte spät, erst als das Blatt fast ausgewachsen war." Im Text wird auf die Bedeutung der Entwickelungsstufe zur Zeit des Eingriffes hingewiesen. Es wird hinzugefügt: „Daß die Lageänderung durch das Gelenkpolster ausgeführt wird, ist klar — wie, ist für unsere Fragestellung nicht von Belang". Auch mir schien diese Frage vorläufig nicht einer mühsamen Behandlung wert. Immerhin bestehen zwischen ganz jungen und nahezu ausgewachsenen Blättern Unterschiede, die nicht ohne Belang sind. An sehr jungen Blättern ist das Gewicht der Teile ebenso wie ihre Größe gering, infolgedessen ist die Änderung des Drehmomentes nach der Operation nur klein. Dagegen sind die Blattstiele und -Spindeln verhältnismäßig stark, da sie der Entwicklung der Spreiten voraus eilen. So wird auch die durch die Resektion bewirkte mechanische Torsion nur sehr schwach sein. Ein Ausbleiben der Reaktion in diesem Alter spricht also für die Bedeutung der Gewichtsverteilung bei unserer Reaktion. Dasselbe gilt für die geringe Eignung leichter und kleiner Blätter, an denen keine sehr deutlichen Ausschläge zu erzielen sind.

Falsch wäre es, aus diesem Ergebnis, das ich mehrfach bestätigt fand, zu schließen, daß die Gelenke erst entwickelt sein müssen, bevor die Reaktion eintreten kann. Diesen Schluß zieht auch Goebel nicht, obgleich er nur mit Gelenkpflanzen gearbeitet hat. Wir wissen schon, daß auch Blätter ohne Polster eine Reaktionsweise zeigen, die in denselben Tatsachenkreis gehört. Ob es zweckmäßig ist, bei ganz jungen

Blättern schon von Gelenkpolstern zu sprechen, möchte ich bezweifeln. Der Physiologe wird gern diesen Namen solchen Bildungen vorbehalten, die Turgor-, sogen. Variationsbewegungen ausführen[1]). Übrigens sind Pflanzen mit Blattgelenken keineswegs besonders geeignet für Resektionsversuche. Haben sie ein gewisses Alter überschritten, so bleibt oft die Reaktion aus, obgleich Variationsbewegungen sicher noch ausgeführt werden. Ich komme auf diesen Punkt zurück.

Auch Haerdtl (S. 296) bemerkt: „Ganz junge Blätter lassen nach Resektion eine sehr geringe Bewegung eintreten, dagegen solche in intensiverem Wachstum befindliche oder solche, die das Optimum der großen Wachstumsperiode gerade vollzogen haben, antworten mit einer rasch einsetzenden Bewegung auf die Gleichgewichtsstörung."

Einige Beispiele für die Bedeutung des Alterszustandes sollen aus meinem Beobachtungsmaterial mitgeteilt werden.

Alsophila australis. Die in der Jugend eingerollten Wedel sind bei der Entfaltung im mittleren Teile schon nahezu gerade, aber noch in starker Streckung begriffen. Werden in diesem Zustand die Seitenfiedern einer Seite entfernt, so entsteht eine Krümmung nach dieser Seite. Es ist nicht ausgeschlossen, daß Hemmung durch Verwundung oder Gewebespannung dabei eine Rolle spielen. Ältere Teile reagieren nicht, jüngere schlechter und langsamer.

Phaseolus multiflorus. Es wurde sowohl mit den einfachen Primärblättern wie auch mit den dreiteiligen Laubblättern gearbeitet. Möglichst jung operierte Blätter reagieren nicht, bevor nicht die Entfaltung und das Wachstum weiter vorgeschritten sind. Bei den Krümmungen beteiligen sich nicht nur die Gelenke, sondern auch die darunter liegenden Teile des Stieles resp. der Spindel.

Aesculus Hippocastanum. Ganz jung und im ausgewachsenen Zustand operierte Blätter reagieren nicht. Im ersteren Falle findet eine verspätete Reaktion statt; es kommen aber mehr Krümmungen der Mittelrippen und Spreiten — besonders an halbierten Blättchen — als Reaktionen der Tragorgane zustande.

Fraxinus excelsior. An einem dreijährigen Bäumchen wurden an noch jungen Blättern am 10. Mai die Blättchen einer Seite oder auch abwechselnd eins rechts, eins links entfernt. Nach 1 Tage Andeutung seitlicher Krümmungen der Endblättchen. Nach 2 Tagen an einem

1) Goebel (S. 90, Anm.) vermißt in meinen „Reizbewegungen" (Berlin 1912) die Erwähnung, „daß die Gelenke vor allem die Entfaltung vermitteln". Zu der Zeit sind sie aber noch nichts weiter als wachsende Stielchen, die physiologische Besonderheit stellt sich erst später ein.

Blatt beginnende Krümmung der Spindel. 3 Tage: An allen sechs Blättern, die einseitig operiert worden waren, Krümmungen (vgl. Fig. 2, S. 67), und zwar an der Spitze am stärksten. Bei den wechselnd operierten 3× von sechs Blättern zickzackförmig, und zwar auch von der Spitze beginnend, sonst nur Reaktion des Endblättchens. Der Versuch wurde 2 Wochen lang kontrolliert, die Krümmungen schritten basalwärts weiter. Die Zickzackkrümmungen wurden allmählich wieder ausgeglichen.

Acer Pseudoplatanus. Sehr jung halbierte Blätter zeigten, wie auch bei Phaseolus, Fraxinus usw., in der Hauptsache Krümmungen der verbliebenen Spreitenhälfte nach der Wundseite hin, die einfach durch Wachstumshemmung zustande kommen (vgl. Fig. 21, S. 101). Die typische Reaktion tritt erst ein, wenn die Spreite nahezu ausgewachsen ist. Die Wachstumszone am oberen Ende des Stieles ist noch lange tätig und vermittelt nicht nur die photo- und geotropischen Reaktionen, sondern auch die Gleichgewichtsbewegungen.

Amicia Zygomeris. Mit dieser Pflanze hat schon Goebel gearbeitet. Er erhielt keine Reaktion und meint, daß der Mißerfolg daher käme, daß wegen der gefalteten Knospenlage eine genügend frühe Operation nicht möglich sei. Er scheint es also trotz der bei Robinia gemachten Erfahrung für nötig zu halten, daß die Resektion an sehr jungen Blättern vorgenommen werde. Härdtl (S. 298) hat dieselbe Erfahrung gemacht, glaubt aber die nyctinastischen Bewegungen, die einen zu häufigen Stellungswechsel bewirken, dafür verantwortlich machen zu müssen, — wenn ich ihn recht verstehe. Beide Möglichkeiten sind einleuchtend.

An dieser Pflanze habe ich zahlreiche Versuche angestellt, weil sie wegen ihrer verhältnismäßig großen und sehr beweglichen Blätter scheinbar ein besonders gutes Objekt darstellen müßte. Die Reaktionsfähigkeit auf Symmetrie- und andere Störungen ist aber sehr gering. Es sind zwei Paare kurzgestielter Blättchen vorhanden, die an einem langen Stiele sitzen und durch ein Stück Spindel getrennt sind. Jedes der vier Stielchen ist als Polster entwickelt. Es wurden entfernt: ein Vorderblatt ganz; ein Hinterblatt ganz; beide Blättchen einer Seite; ein vorderes links, ein hinteres rechts; die vordere Hälfte eines Vorderblattes; die hintere Hälfte eines Hinterblattes; die hintere Hälfte beider Vorderblätter; die vordere Hälfte beider Hinterblätter, alles je dreimal. Deutliche Stellungsänderungen waren nicht zu erkennen. Der Versuch wurde noch mehrmals mit verschiedenen Änderungen wiederholt, aber ohne Erfolg. Schließlich wurden 2. Mai 1931 an einigen möglichst

jungen Blättern die noch eingefalteten Blättchen auseinander gebogen und ein Spitzenblatt entfernt. 6. Mai waren Andeutungen einer Reaktion zu sehen, 13. Mai schwache, aber sichere Seitenkrümmungen. Bei Amicia erlischt das Wachstum der Stielchen sehr früh, oder vielleicht besser, die Entfaltung findet erst statt, wenn das Wachstum beendet ist. Unsere Gleichgewichtsreaktion scheint aber nur durch Wachstum zustande zu kommen. Blättchen, welche nyctinastische Bewegungen ausführen, müssen genügend starke Gelenke haben, welche sie in jeder Lage tragen können. Sie können nicht immer noch außerdem das Gleichgewicht erhalten.

Bei Rosa spec. (Unterlage einer Edelrose), Dictamnus fraxinella, Mahonia aquifolia, Rudbeckia laciniata u. a. reagierten nur die auch in der Spreite noch wachsenden Blätter, und zwar am besten in einem bestimmten Entwickelungsstadium. Bei den meisten großblättrigen Arten ist aber eine langwachsende Bewegungszone unterhalb der Spreite vorhanden, so daß die Versuche bis spät in den Sommer hinein gelingen.

Das Wachstum der meisten gefiederten Blätter erlischt am Grunde früher als an der Spitze, so bei Juglans, Fraxinus, Robinia und Sambucus unter unseren Versuchspflanzen. Daher kann es nicht wundernehmen, daß ebenso wie das Alter, auch die Stellung der Fiedern eine Rolle bei der Stärke der Reaktion spielt. Immer reagieren die Spitzen- und die benachbarten Seitenblättchen besser als mehr basal stehende. Doch gelingt es sogar dann, wenn nur eins der untersten Seitenblättchen stehen bleibt, an rasch wachsenden Blättern noch eine deutliche Reaktion zu bekommen. So fand ich es z. B. Mitte Mai 1928 bei einem Sambucusstrauch, der an einem Komposthaufen stand und daher besonders gut ernährt war. Sonst nimmt im allgemeinen die Stärke der Reaktion mit der Entfernung von der Spitze sehr schnell ab.

Die Zeitdauer, während deren Spreitenverschiebungen möglich sind, ist durch die Wachstumsphasen bedingt. Ganz junge Blätter reagieren nicht, ebensowenig wie auf phototropische und geotropische Reize (Ficker 1911, S. 13). Während der Streckungsphase sind die Bewegungen wenig charakteristisch und werden zuweilen durch Spreitenkrümmungen infolge von Gewebespannung und Wachstumsstörungen, sowie durch nyctinastische und Entfaltungsbewegungen verwischt. Erst wenn die Spreite ausgewachsen ist, wird die Reaktionsfähigkeit auf Gleichgewichtsreize deutlich. Sie bleibt dann so lange erhalten wie noch Wachstum möglich ist, also wohl unter Umständen länger als die normale Streckung anhält, da das sistierte Wachstum auf Reize hin

wieder aufgenommen werden kann (Ficker, S. 25). Ob allerdings wirklich auch hier wie bei geotropischen Reaktionen eine deutliche Wachstumsbeschleunigung in der Reizlage festgestellt werden kann, müßte erst noch untersucht werden. Nur ganz alte Blätter reagieren nicht mehr. Auch ohne besondere Untersuchungen ist es klar, daß die Krümmung auf Wachstum beruht und auf die Wachstumszonen lokalisiert ist.

b) Das Ausmaß der Resektion kann besonders an großen Blättern stark variiert werden. Man konnte zunächst nicht wissen, ob eine Resektion, welche mehr oder weniger als die Hälfte der Spreite umfaßt, so daß im äußersten Falle nur ein kleines Stück entfernt wird oder übrig bleibt, auch eine Reaktion bewirken würde. Ebensowenig kann man voraussagen, unter welchen Umständen die Bewegung am ausgiebigsten ist; außer, wenn man eine bestimmte theoretische Vermutung zugrunde legt.

Die Versuche wurden zumeist an Acer Pseudoplatanus durchgeführt, und zwar großenteils im Freien, weil es hierbei mehr auf möglichst gutes Gedeihen der Versuchsblätter als auf Ausschaltung äußerer Störungen ankam. Bleibt von der entfernten Blatthälfte ein Stück nahe der Basis stehen, so ist die Reaktion schwächer und läßt länger auf sich warten als wenn die Spreitenhälfte ganz fehlt. Bleibt ein Stück nahe der Spitze stehen, so ist kaum ein Unterschied gegenüber völliger Halbierung zu erkennen. Wahrscheinlich deutet das wieder (vgl. S. 82) auf Mitwirkung der Verwundung hin, welche stärker wirkt, wenn die Wundstelle nahe der Reaktionszone ist[1]).

Werden nur ganz kleine Stücke einer Seite nahe dem Stielansatz entfernt, so ist keine Reaktion zu bemerken. Mit der Größe des entfernten Stückes wächst die Wahrscheinlichkeit, eine deutliche Reaktion zu bekommen. Mehr kann man nicht sagen, weil das Winkelausmaß der Krümmung von so vielen Faktoren abhängt, daß kaum zwei Blätter sich ganz gleich verhalten. Dasselbe gilt für den Fall, daß vom Rande her mehr oder weniger große Stücke durch Schnitte entfernt werden, welche ungefähr der Mittelrippe parallel gehen.

Wird weniger als eine Hälfte der Spreite fortgenommen, so muß sich die Differenz zwischen den Gewichten links und rechts der Mittelrippe verringern. Das gilt unbedingt auch dann, wenn mehr als die Hälfte entfernt wird. Das Winkelausmaß der Reaktion ist aber nicht proportional der Differenz der Gewichte oder auch nur der Dreh-

1) Eine andere Deutung findet sich Abschnitt IX, S. 106.

momente. Und so gelingt es, durch eine besondere Art der Resektion eine Krümmung zu erzielen, die größer ist als die nach Halbierung, nämlich dann, wenn z. B. ungefähr ein basales Viertel von einem Acerblatt erhalten bleibt (Fig. 17). In diesem Falle beträgt der Ablenkungswinkel zuweilen nahezu 60°, d. h. weit mehr als jemals bei halbierten Blättern erzielt wurde. 50° werden gewöhnlich erreicht. Das ist schon mehr als das Maximum bei halbierten Blättern. Man kann auch bei halbierten Blättern, welche ihre Endstellung erreicht haben, durch neuerliches Resezieren quer zur Mittelrippe eine Verstärkung der Krümmung erzielen. Sie tritt aber nur ein, wenn die Reaktionszone im Stiel unterhalb des Spreitenansatzes noch wachstumsfähig ist. Da jedoch eine Verminderung der Blattfläche das Wachstum schädigt, gelingt der Versuch nicht immer.

Fig. 17. Blatt von Acer Pseudoplatanus, von dem nur ungefähr $^1/_4$ der Spreite stehen gelassen worden ist. Mittelrippe rechts unten, nahe dem Schnittrande. Im Laufe von 26 Tagen ist eine Krümmung von etwa 60° zu Stande gekommen $^3/_4$ nat. Gr.

Noch größere Ausschläge wurden bei Phaseolus erzielt. Im Gewächshaus erwachsene ältere Pflanzen wurden verwendet. Von den dreizähligen Blättern wurden z. B. ein seitliches und ein Spitzenblättchen entfernt, und das übrigbleibende durch einen Schnitt schräg zur Mittelrippe halbiert, so daß der basale Teil mit dem Rippenansatz erhalten blieb. Nach 4 Tagen betrug die Reaktion mehrmals über 90° und war überall stärker als 60°[1]).

c) Eine beiderseitige Verwundung wurde geprüft, um zu sehen, ob die Lage der Wunde zum Stiel etwas für die Richtung der Reaktion ausmacht. Bei halbierten Acer-Blättern macht das Abschneiden eines schmalen Randes der stehenbleibenden Hälfte keinen Unterschied. Wird mehr fortgenommen, so verringert sich natürlich das Krümmungsausmaß.

d) Fiederblättchen können sich bei Resektion wie ein ganzes Blatt verhalten, und wie gefiederte Blätter die Seitenfiedern mehrfach zusammengesetzter Blätter. Betrachtet man zu-

1) Zuweilen kann man noch stärkere Ausschläge erzielen. Vgl. S. 95.

sammengesetzte Blätter, so bemerkt man, daß ihre Teile eine gesetzmäßige Lage zueinander haben, ein Umstand, der viel zu der eleganten Erscheinung hoch zusammengesetzter Blätter beiträgt. Wodurch dieses Wohlgefallen erregt wird, läßt sich nicht leicht sagen. (Vgl. Fermond 1864.) Man kann auch von einer harmonischen Ausfüllung der Fläche sprechen, ähnlich einem „Blattmosaik". Goebel (1916, S. 98) drückt das für Mimosa pudica folgendermaßen aus: „Nun aber weichen die hinteren Fiedern sozusagen den vorderen aus . . .". Neben der Symmetrie ist jedenfalls dieser Umstand, daß die Blatteile sich nicht behindern und doch eine für das Auffangen des Lichtes geeignete Einheit bilden, für die ästhetische Wirkung ausschlaggebend. Bedeutungsvoll ist dafür das phototropische Ausweichen nach Beschattung (Ball 1923, Raydt 1925), und eine vorläufig nicht weiter zerlegbare Wachstumsregulation. Inwieweit auch das Gleichgewicht der Teile eine Rolle spielt, ist besonders zu untersuchen.

Die Reaktion an Seitenblättchen erfolgt weniger sicher als am ganzen Blatt, besonders wenn sie klein sind; doch ist sonst alles ebenso. Entfernt man z. B. an einem Sambucusblatt die eine Hälfte einer Seitenfieder, so macht deren Spitze eine Drehung vor- oder rückwärts. Wird die Endfieder halbiert, so dreht sie sich nach rechts oder links. Immer geht die Reaktion nach der operierten Seite hin.

Weit deutlicher werden die Verschiebungen, wenn man Wegnahme und Hälftelung von Blättchen verbindet. Z. B. hat bei den dreizähligen Blättern von Trifolium pratense, Oxalis stricta und Laburnum vulgare die Entfernung eines seitlichen Blättchens bestenfalls nur eine schwache Reaktion zur Folge (Fig. 3, S. 68). Wird aber dazu noch das Endblatt halbiert, wodurch also die Hälfte der ganzen Spreite fortgenommen wird, so ist die Reaktion sehr ausgeprägt, obgleich Halbierung allein das Endblättchen kaum zu einer Bewegung veranlaßt.

Bei älteren Pflanzen von Phaseolus multiflorus im Kalthaus wurde eine größere Versuchserie durchgeführt, über die die schematische Zeichnung Aufschluß gibt (Fig. 43).

Entfernung eines Seitenblättchens wird besonders wirksam, wenn auch das Endblättchen fortgenommen wird (I u. II). Halbierung des Endblättchens hat wieder nur dann eine kräftige Reaktion zur Folge, wenn auch das entsprechende Seitenblättchen entfernt wird, nicht aber, wenn beide fortgenommen oder stehen gelassen werden (III, IV u. V). Dabei findet diese Reaktion fast ausschließlich an der Basis des Endblättchens statt. Halbierung eines Seitenblättchens ist sehr wirksam (bis 120°!), wenn die der Spitze zugekehrte Seite, nebst den beiden

anderen Blättchen entfernt wird (VI). (Vgl. auch S. 67 f.) Jede Resektionsweise wurde zur gleichen Zeit mindestens 5 mal vorgenommen.

Bei mehrfach zusammengesetzten Blättern gelten im Grunde die gleichen Regeln. Resektionsversuche habe ich mit Aegopodium podagraria, Dahlia variabilis, Dielytra spectabilis und Gymnocladus dioica C. Koch (= canadensis Lam.) angestellt. Gefiederte Seitenfiedern erster Ordnung verhalten sich nicht anders als ganze gefiederte Blätter. Eine deutliche Reaktion des Hauptblattstieles nach Fortnahme einer Fieder 2. Ordnung habe ich nicht beobachtet; die Reaktion bleibt gewissermaßen lokalisiert und erstreckt sich nur auf den betreffenden engeren Abschnitt. Werden aber ganze Seitenfiedern 1. Ordnung entfernt, so wirkt das so als wenn an einem einfach gefiederten Blatte Teilblättchen entfernt werden. (So auch Goebel, 1916, S. 100.) Bei einem der schönen, großen, fast wie plagiotrope Sprosse erscheinenden doppelt bis dreifach gefiederten Blätter von Gymnocladus z. B. beobachtete ich starke Krümmung der Hauptspindel (Fig. 19) nach Entfernung mehrerer Seitenfiedern 1. Ordnung.

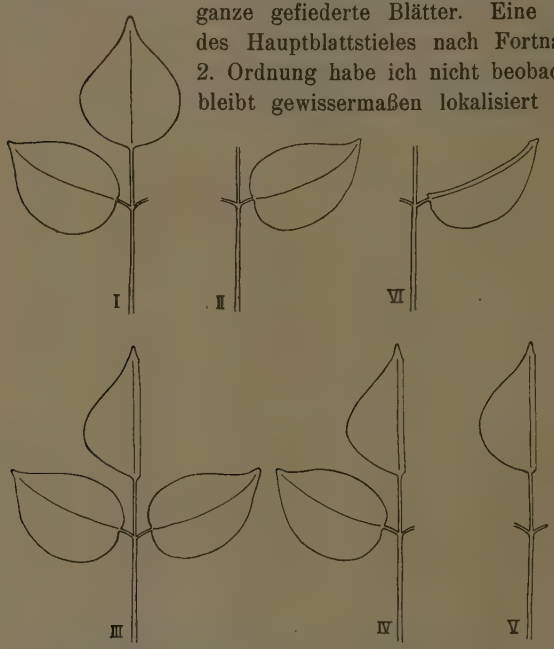

Fig. 18. Schema für die Art der Amputationen, die bei Phaseolus-Blättern vorgenommen wurden.

Natürlich ist bei diesen Objekten auch wieder die Reaktion am stärksten, wenn das Blatt lebhaft wächst, aber nicht zu jung ist; und an der Spitze ist sie stärker als an mehr basalen Teilen. Ferner reagieren nur größere, nicht die allerkleinsten Teilabschnitte einer mehrfach gefiederten Spreite.

e) Symmetrische Operationen möchte ich als einen besonderen Fall herausheben. Ich meine damit nicht solche Fälle, in denen z. B. zwei einander opponierte Seitenblättchen in gleicher Weise operiert werden; denn beide reagieren, wenn überhaupt, dann ganz selbständig. Durch die Operation ist also an jedem der beiden eine Asymmetrie entstanden, die nicht anders wirken kann als an einem ganzen Blatte.

Aber Němec (S. 5) und Goebel (S. 101) haben unabhängig voneinander, der erstere bei Ptelea mollis mit dreizähligen Blättern, der letztere an Mimosa pudica (Versuchsweise b) ein Zusammenneigen seitlicher Teile nach Entfernung der mittleren beobachtet. „Wird — bei Ptelea — das Endblättchen abgeschnitten, neigen die Seitenblättchen ein wenig zusammen, sie schließen dann einen kleineren Winkel, als unter normalen Verhältnissen ein (Němec, Fig. 13)". Wurden bei Mimosa die beiden mittleren Fiedern des vierstrahligen Blattes entfernt, „dann nahm das Blatt ganz oder annähernd die Gestalt an, welche die Primärblätter haben, bei denen nur zwei, nach vorne gerichtete Fiedern vorhanden sind, deren Lage sich erheblich von der sonst von den Basalfiedern eingenommenen unterscheidet."

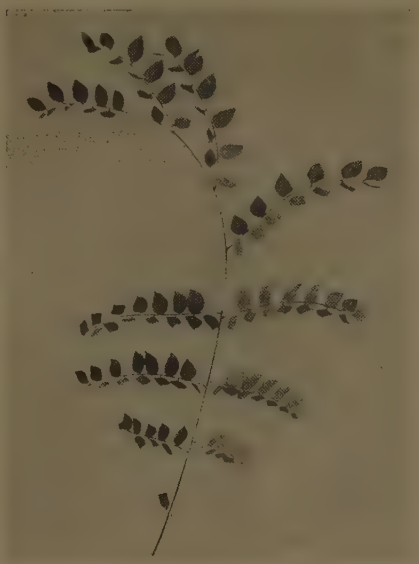

Fig. 19. Gymnocladus canadensis. An einem doppelt gefiederten Blatt wurden drei Hauptfiedern entfernt. Starke Krümmung der Hauptspindel. (Das Blatt war nicht in einer Ebene. Daher geht die Reaktion scheinbar über die Gleichgewichtslage hinaus.) Stark verkl.

Eine solche Möglichkeit hatte für unser Problem eine besondere Bedeutung. Wenn auch an den Beobachtungen der beiden Forscher nicht zu zweifeln ist, so wollte ich mir doch durch eigene Anschauung ein Urteil über die Beziehungen dieses Falles zu den übrigen zu bilden suchen. Denn hier schien eine Gleichgewichtsstörung als Reizursache ausgeschlossen.

Meine Versuche blieben erst längere Zeit erfolglos. Ptelea stand mir nicht zur Verfügung, und die Erwartung, daß sich andere drei-

zählige Blätter ebenso verhalten würden, wurde getäuscht. Weder Trifolium, noch Oxalis, Laburnum, Phaseolus, auch nicht Fraxinus, Rosa und Sambucus zeigten deutliche Stellungsänderungen nach Entfernung des Endblättchens. Nur wenn auch noch die Vorderhälfte der benachbarten Seitenblättchen fortgenommen wurde, neigten diese sich kräftig spitzenwärts. Das wurde bei Sambucus, Phaseolus und Fraxinus beobachtet. Dieses Vorwärtsneigen erfolgte bedeutend kräftiger als die entgegengesetzte Reaktion nach Entfernung der basalen Blättchenhälfte; aber es ist, wie oben gesagt, nicht die gesuchte, symmetrische Reaktion.

Eine solche bekam ich erst, als ich die Bemerkung von Němec (S. 5) beachtete: „Um unzweideutige Resultate zu erhalten, muß man an Schattenpflanzen das Experiment ausführen". Němec nennt zur Begründung die phototropischen Reaktionen, die an Sonnenpflanzen stören sollen. Doch können diese auch im Schatten auftreten. Ich möchte die bessere Eignung im Schatten stehender Pflanzen für solche Versuche in der besseren Wüchsigkeit und den größeren Dimensionen sehen.

Als ich am 17. Mai 1931 an einem im starken Schatten stehenden Exemplar von Sambucus nigra bei mehreren großen, noch nicht ganz ausgewachsenen Blättern die Endblättchen entfernt hatte, fand ich am 11. Juni nach der Rückkehr von einer Reise die vordersten Blättchen zusammengeneigt, so daß der von ihren Mittelrippen eingeschlossene Winkel 70—80° gegen 100—120° an benachbarten, nicht operierten Blättern betrug. Bei Wiederholung gelang der Versuch nicht mehr, offenbar weil die Jahreszeit zu weit vorgeschritten war. Das ist nichts Seltenes bei derartigen Versuchen.

Es ist zweifelhaft, ob hier nicht phototropische Einflüsse mitgespielt haben. Die Blätter waren alle durch Krümmungen des Stieles nach dem Lichte zugekehrt, da die Sträucher von der Südostseite her durch eine Mauer beschattet werden. Auch die Blattspindeln waren phototropisch gekrümmt, eine Erscheinung, die ich auch bei Fraxinus excelsior, Rubus Idaeus und Ailanthus glandulosa beobachten konnte, wenn sie das Licht scharf von einer Seite her bekamen. Daher halte ich es für möglich, daß auch bei den „symmetrischen Reaktionen" solche Einflüsse mitspielen, die beim Fortfallen des durch das Endblättchen gegebenen Hindernisses eine Krümmung von Blättchen nach dem Licht bewirken. Auch an die Möglichkeit von Wachstumshemmungen ist zu denken, die von der Wundstelle ausgehen und die zugekehrte Seite des Stielchens der benachbarten Blättchen treffen. Damit ist die Sache keineswegs geklärt. Eine experimentelle Analyse war bei der Unsicherheit des Auftretens der Reaktion, die ich in drei Versuchsreihen mit

jedesmal mehreren Blättern nicht zu Gesicht bekam, sehr erschwert und bei der vorgeschrittenen Jahreszeit vorläufig nicht möglich.

f) Operationen an Schiefblättern wurden angestellt, um zu sehen, ob die hier normalerweise asymmetrische Gestalt der Spreite, welche mit einer Winkelabweichung der Mittelrippe von der Richtung des Stieles Hand in Hand geht, auch kausal irgendwie mit ihr verknüpft ist. Die Versuche bezweckten also das Gegenstück zu denen mit symmetrischen Blättern.

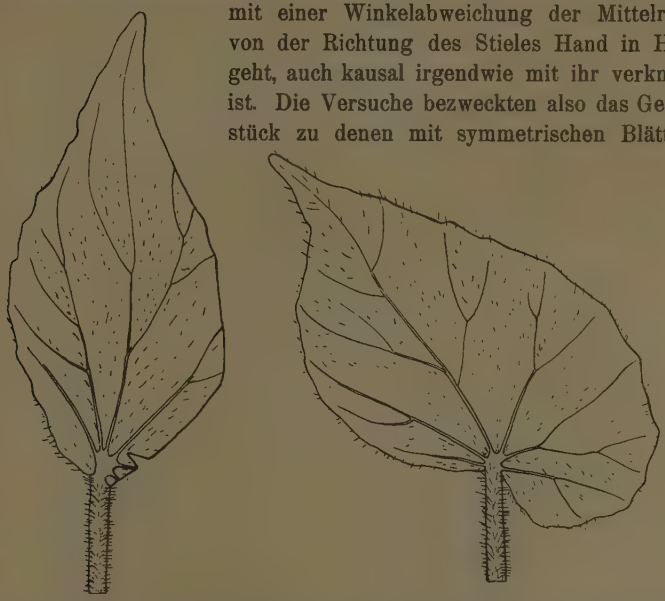

Fig. 20. Begonia maculata. Rechts normales Blatt, links am rechten Rande beschnittenes Blatt. Die Mittelrippe stellt sich ungefähr in die Vertikalebene des Stieles ein. $^3/_4$ nat. Gr.

Verwendet wurden in der Hauptsache wachsende Blätter von Begonia maculata. Diejenigen von B. incarnata eigneten sich wegen ihrer mangelhaften Entfaltung weniger. Eine Schwierigkeit bestand darin, daß die Beurteilung des Winkels nicht sehr sicher ist, weil der Stiel nicht in der Ebene der Spreite steht. Trotzdem konnten mehrmals eindeutige Ergebnisse erzielt werden. Die Operationen wurden an Blättern durchgeführt, welche eben einigermaßen flach geworden waren und bestanden darin, daß die größere „Hälfte“ der Spreite so beschnitten wurde, daß sie von der zur seitlich liegenden Spitze verlaufenden „Mittelrippe“ an eine möglichst zur kleineren Spreitenhälfte symmetrische Gestalt hatte.

Das Ergebnis eines solchen Versuches zeigt Fig. 20, wo das Aussehen eines operierten Blattes nach 2 Wochen neben dem eines nor-

malen dargestellt ist. Die Zeichnungen wurden so aufgenommen, daß Stiel und Spreite gleich stark gegen die Blickrichtung geneigt waren. Man sieht die sehr starke Verkleinerung des für Begonia-Blätter charakteristischen Ablenkungswinkels der Spitze, die so weit geht, daß Stiel und Mittelrippe nahezu in einer Vertikalebene liegen. Der Versuch gelang jedesmal, wenn die Operation zur Zeit lebhaften Wachstums vorgenommen wurde. Das Ergebnis beweist nicht, daß die Ablenkung selbst eine Gleichgewichtseinstellung darstellt. Dem widersprechen auch die Klinostatenversuche (S. 87). Erwiesen wird nur, daß auch bei Begonia die Stellung des Blattes durch Gleichgewichtsverschiebung geändert werden kann.

IX. Besprechung der Ergebnisse.

A. Mögliche Irrtumsquellen.

Man darf nicht erwarten, alle Gesetzmäßigkeiten in der Stellung der Blatteile zueinander auf ihre Ursachen zurückführen zu können. Aber einiges dürfte doch durch die in dieser Arbeit geschilderten fremden und eigenen Beobachtungen klarer geworden sein. Am meisten interessiert jetzt die Frage, ob es einen Isoklinotropismus gibt, und ob wirklich die Störung des Gleichgewichtes den Reizanlaß für Blattbewegungen abgeben kann? Bevor wir unsere Ergebnisse daraufhin durchgehen, was für und was wider eine solche Deutung spricht, wollen wir erst alles ausschalten, was zweifellos nicht dazu gehört, aber zu Irrtümern und Verwechselungen Anlaß geben kann. Schon bei der Besprechung der Versuchsanstellung und einzelner Beobachtungen ist auf solche Dinge hingewiesen worden.

Němec (S. 15, 19) gibt bereits einen Begriff davon, was alles bei Stellungsänderungen nach Resektionen mitwirken kann. Wir wollen hier die einzelnen Faktoren der Reihe nach besprechen:

a) Gewebespannung ist das erste, was oft in die Augen fällt, nämlich dann, wenn noch stark wachsende Spreiten operiert werden, z. B. solche von Acer. Die Krümmungen treten dann fast augenblicklich auf. Wird an sehr großen Blättern die Mittelrippe gespalten, so sind die Auswirkungen der Gewebespannung besonders groß (Pringsheim 1914, S. 481). Krümmungen der Spindel an gefiederten Blättern, die nach einseitiger Entfernung der Seitenblättchen manchmal sehr schnell eintreten, möchte ich auf einseitige Turgorsenkung infolge von Verdunstung an den Wundflächen zurückführen.

b) Wachstumshemmung durch Verwundung wird in vielen Fällen leicht erkennbar sein. Wenn z. B. ein halbiertes Blatt sich langsam so

krümmt, daß die Mittelrippe nach der Wundfläche zu konkav wird, so sieht man ohne weiteres, daß es sich hier um ein Kleinerbleiben der der Wunde benachbarten Teile handelt (Fig. 21). Allerdings ist die Grenze gegenüber der eigentlichen Ausgleichreaktion nicht sicher zu ziehen, weil die Krümmung schon eine solche Ausgleichung mit sich bringt. Das ist ein Grund mehr, warum ich es vorzog, nicht mit ganz jungen, sondern mit fast ausgewachsenen Blättern zu arbeiten.

In anderen Fällen ist die Beurteilung noch schwerer. So bei den von Němec (S. 3ff.) genau untersuchten dreizähligen Blättern, bei

Fig. 21. Acer Pseudoplatanus. Jung operierte Blätter erfahren eine Spreitenkrümmung und reagieren außerdem durch Gleichgewichtsbewegung in der interkalaren Streckungszone des Stieles.

denen durch Wachstumshemmung die Insertionsstelle eines abgeschnittenen Blättchens gegenüber der des Gegenblättchens zurückbleibt. Dadurch kommt eine Verschiebung und Ausgleichung der Asymmetrie zustande. Wird aber auch noch das Endblättchen entfernt, so genügt diese Reaktion oft nicht mehr, und es kommt noch eine Krümmung des Stieles hinzu, wodurch das Seitenblättchen in die Richtung des bisherigen Endblättchens geführt wird (S. 14). Rückt jedoch die Anheftungsstelle des verschonten Blättchens stark genug in die Höhe, um

eine Symmetrielage desselben zu bewirken, so unterbleibt die Stielkrümmung. Němec (S. 15) schließt daraus mit Recht, daß die Krümmung nur dann eintritt, wenn sie zur Erreichung des Zieles nötig ist, und daß der Wundreiz nicht genüge, um die beobachteten Erscheinungen zu erklären. Die Krümmung kommt auch nur dann zustande, wenn außer dem Seitenblättchen noch das Endblättchen entfernt wird, obgleich letztere Operation an sich symmetrisch ist und keine Krümmung bewirkt. Wir dürfen das so auffassen, daß das Endblättchen durch seine seitliche Verschiebung den Ausgleich bewirkt, so daß dann der Anlaß fortfällt, der bei Fehlen des Endblättchens meist eine Blattstielkrümmung zur Folge hat. So ist auch dieser Fall, der auf den ersten Blick für bloße Wundwirkung zu sprechen scheint, doch nur mit Hilfe einer verwickelten Reizreaktion zu deuten.

c) **Geotropismus** kann bei einer Reaktion, welche sich vorwiegend in der Horizontalebene abspielt, kaum stark beteiligt sein, denn es könnte keine stabile Ruhelage erreicht werden. Allerdings wird die Spreite durch die Verschiebung der Drehmomente etwas aus der Horizontalen gebracht und durch die Reaktion wieder in sie eingestellt; aber das geschieht nicht durch Rücktorsion, wie es scheinbar das einfachste wäre. Eine solche würde auch die Störung des Gleichgewichtes nicht aufheben und deshalb Verstärkungen des Blattstieles notwendig machen, um wirksam zu sein. Vielmehr ist die durch einseitiges Übergewicht bewirkte mechanische Torsion Anlaß zu einer seitlichen Verschiebung, wie oben beschrieben (S. 65).

d) Auch der **Phototropismus** kann höchstens zu Irrtümern Veranlassung geben, aber nicht an unseren Grundphänomen beteiligt sein. Man hat darauf zu achten, daß die Pflanzen während des Versuches nicht verschoben werden. Bei Klinostatenversuchen wurden die Kontrollpflanzen an vertikaler Achse gedreht (S. 85f.). Sonst muß man verschiedene Blätter so operieren, daß die zu erwartenden Krümmungen nach verschiedenen Seiten gerichtet sind (vgl. Fig. 21, S. 101). Nur bei den symmetrischen Reaktionen ist die Wirkung des Phototropismus unter Umständen irreleitend und schwer auszuschalten.

e) Ein **unbekannter Faktor** morphogenetischer Art bleibt nach Ausschaltung aller kausal erfaßbaren Umstände doch immer noch übrig. Wir können ihn Rektipetalität resp. Kurvipetalität, Morphästhesie oder am besten wohl Eigenrichtung nennen. Ebenso wie die Gestaltung der Pflanzenteile selbst, ist auch die genaue Lagerung der einzelnen Abschnitte eines zusammengesetzten Blattes, die so fein geregelt ist, vorläufig nicht verständlich. Ein übersichtliches Beispiel bieten die

Blätter von Robinia Pseudacacia. Wie man auch in Goebels Abbildung (1916, S. 99) sieht, sind die mittleren Blättchen genau im Winkel von 90° von der Spindel abgespreizt. Nach der Spitze und dem Grunde zu aber weichen die Blättchen in dem Sinne ab, als ob sie sich gegenseitig auswichen. Sie sind also am Grunde etwas nach der Basis zu, an der Spitze etwas spitzenwärts gerichtet. Unter Umständen sind diese Winkel beeinflußbar, wie bei Cytisus Adami, Ptelea mollis und Pterocarya von Němec (S. 5, 9 u. 18), bei Mimosa pudica von Goebel (S. 101), und von mir bei Sambucus nigra (S. 98) gefunden worden ist. Aber wie diese „Korrelation" zustande kommt, ist unverständlich. Ob in anderen Fällen eine Beeinflussung möglich ist, wissen wir noch nicht.

B. Was spricht gegen Gleichgewichtsbewegungen?

Wir wollen nun das durchsprechen, was gegen das Vorkommen einer Gleichgewichtsreaktion zu sprechen scheint.

a) Das Vorhandensein einer **Eigenrichtung** und deren Änderung durch Korrelation, ähnlich wie bei Zweigen, könnte die Annahme einer Reaktion auf die Störung des Drehmomentes überflüssig erscheinen lassen. Das wäre aber nicht richtig, sie kann nicht alles erklären, z. B. nicht die Wirkung eines Gegengewichtes oder einseitiger Belastung. Auch die teratologischen Fälle können kaum auf diese Weise gedeutet werden. Man müßte denn annehmen, daß mit der Verbildung eine Änderung des Eigenwinkels einherginge, die zufällig immer die Gewichtssymmetrie herstellte.

b) Die Größe der **einseitigen Last** muß erheblich sein, weit größer als das Gewicht einer Blatthälfte, damit eine Reaktion zustande kommt. Hierzu ist zu sagen, daß nach Halbierung einer Spreite kein Gegengewicht da ist, während das einseitige Zusatz- oder Übergewicht die entgegengesetzte Blatthälfte kompensieren und noch eine entsprechende Torsion bewirken muß. Für die Drehmomente kommt aber das Verhältnis und nicht die Differenz der Gewichte in Ansatz, gleiche Hebellänge vorausgesetzt. Auch haben wir Beobachtungen gemacht, die für die Mitwirkung der Verwundung sprechen. Nach Querhälftelung der Spreite braucht das einseitige Gewicht nicht so groß zu sein, um sichere und starke Reaktion zu erzielen wie bei intakter Spreite.

c) Ein eigenartiger Reizvorgang wird angenommen, wie er bisher nicht bekannt war. Störung des Gleichgewichtes soll eine seitliche Reaktionsbewegung verursachen (vgl. S. 65). Man wird eine solche Annahme freilich nicht machen, wenn die Erscheinung auf einfachere Weise zu erklären ist; aber das ist weder meinen Vorgängern noch mir gelungen.

Außerdem ist die Vorstellung nicht so fremdartig, wie sie auf den ersten Blick erscheint. Wir müssen nur bedenken, daß die Gleichgewichtsstörung sich rein mechanisch in einer Torsion an der nachgiebigsten Stelle auswirkt. Ich habe das mit dem Horizontalmikroskop verfolgt. Da die Bewegungen aber nicht in einer Ebene erfolgten, waren die Messungen ziemlich ungenau, und sie haben nichts ergeben, was die Sache wesentlich klärte. Die nachgiebigste Stelle ist die weiche Wachstumszone, welche bei ausgewachsener Spreite oft, z. B. bei Acer, dicht unter der Lamina im Blattstiel liegt. An dieser Stelle findet auch die Bewegung statt, bei der ich die Torsion als Reizanlaß, die seitliche Krümmung als Reizreaktion ansehen möchte. Durch die Krümmung wird das Gleichgewicht wieder hergestellt, die Torsion rückgängig gemacht, die neue Ruhelage erreicht. Ähnlich bei zusammengesetzten Blättern. Nur daß hier Torsionsort und Reaktionsort nicht zusammenfallen müssen. Bei der ersten Reaktionsweise, Krümmung der Spindel nach einseitiger Entblätterung, ist noch alles fast wie oben, d. h. durch die Torsion wird eine Flanke im Wachstum gehemmt, es folgt seitliche Krümmung und Wiederherstellung des Gleichgewichtes. Bei der zweiten Reaktionsweise, Krümmung am Grunde von Blättchen, verschiebt sich ein anderer Blatteil als der, welcher tordiert wird. Am leichtesten reagiert das Endblättchen. Kann dieses das Gleichgewicht nicht herstellen, sei es, daß es fehlt, sei es, daß es durch Schienung festgelegt worden ist, so reagieren die seitlichen Blättchen.

Das Gemeinsame ist also Torsion als Anlaß, Wachstumskrümmung als Reaktion. Wahrscheinlich gibt es mehr Fälle, in denen Torsionen als Reizanlaß wirken. Bei autotropischem Ausgleich geotropischer und anderer Drehungen ist kaum ein Zweifel. Übrigens kann man auch annehmen, daß das Aufwärtsrücken einer Flanke infolge der Torsion den eigentlichen Reizanlaß darstellt. Unmittelbare Folge wäre eine Wachstumshemmung dieser Flanke, welche dann die Krümmung nach sich zöge. Alles das sind Vorstellungen, die nichts Überraschendes an sich haben, so daß darin kein Hindernis für die Annahme unserer Vorstellungen gesehen werden kann.

C. Gründe für Gleichgewichtsstörung als Ursache der Bewegung.

Wenn wir nun die Gründe aufführen wollen, die für unsere Auffassung sprechen, so ist zunächst hervorzuheben:

a) Es gibt bisher keine andere Erklärung, denn Morphästhesie ist keine (Goebel 1916, S. 102). Wenn wir auch eine

Eigenrichtung annehmen, so kann diese doch nicht für Veränderungen der Lage verantwortlich gemacht werden. Solche müssen kausal erfaßbar sein. Verwundung kann keinesfalls alles erklären, denn auch Verkümmerung (Němec, S. 20) oder Verwachsung (oben S. 72f.) und Funktionsstörung (Goebel, S. 102) genügen. Demnach kommt der Traumatotropismus für die uns vorwiegend interessierenden Vorgänge nicht in Betracht. (Vgl. auch Němec, S. 16.)

Einseitige Wachstumshemmung genügt auch nicht, denn die Regulation, das Aufhören der Bewegung nach Erreichung des Gleichgewichtes, kann so nicht erklärt werden. Ferner reagiert z. B. bei dreizähligen Blättern ein Seitenblättchen nur schwach auf Entfernung des Gegenblättchens. Wird aber auch das Endblättchen abgeschnitten, wodurch an sich keine Reaktion hervorgerufen wird, so wird die Krümmung stark. Durch einseitige Störung des Wachstums kann das nicht erklärt werden, wohl aber als Ausgleichsbewegung auf ungleiche Belastung.

b) Unsere Deutung erklärt alles wesentliche, z. B.:

Wiederherstellung der Symmetrie (Němec, S. 17), d. h. gleiche „Verteilung der Spreitenmasse auf beiden Seiten der Stielachse" (ders. S. 2), eine Erscheinung, die wirklich sehr in die Augen fällt.

Entsprechende Stellung asymmetrischer Blätter, wo die Ablenkung des Hauptnerven aus der Richtung des Stieles sehr weit geht.

Teratologische Fälle, d. h. solche, in denen ganze oder sonst unpaarig oder paarig gefiederte Blätter sich irgendwie abweichend verhalten. Sehr oft ist dann keine Formsymmetrie vorhanden, wohl aber eine Gewichtssymmetrie.

Kleine, leichte Blätter und Seitenblättchen reagieren nicht, am besten die großen, schweren, welche Härdtl bevorzugt hat. Das liegt offenkundig daran, daß das Gewicht der Spreite stärker variiert als die Stärke der Stiele. Kleine Blättchen werden von ihren resp. Trägern ohne weiteres horizontal gehalten, ohne durch die Last heruntergezogen zu werden. Daher ändert sich die Stellung auch nicht nach einer Resektion.

Ausbleiben der Reaktion bei Ersatz des Gewichtes des entfernten Spreitenteiles und starke Verzögerung am Klinostaten. Irgendwelche Symmetriereize könnten davon nicht berührt werden.

Eintreten der Reaktion nach einseitiger Belastung, besonders nach Verminderung des durch den verschonten Spreitenteil gegebenen Gegengewichtes, wobei allerdings vielleicht ein Wundreiz mitwirkt. (Vgl. S. 82/83.)

Es ist auch folgendes zu bedenken: Verschiebung des Schwerpunktes bis zur Blattstielachse ist gewissermaßen das Ziel der Bewegung, nach dessen Erreichung die Reizruhelage erreicht ist. Der Krümmungswinkel wird deshalb um so größer sein, je weiter der Weg ist, den der Schwerpunkt zurücklegen muß. Maßgebend ist also der Winkel, den die Verbindungslinie zwischen Schwerpunkt und Drehpunkt (= Krümmungszone) mit der Blattstiel-Mittelrippenachse einschließt. Dieser Winkel ist größer, wenn ein basal gelegener Teil stehen bleibt, als wenn es ein spitzenwärts liegender ist.

Die Fälle, in denen mehr als die Hälfte der Spreite entfernt wurde, müssen von denen unterschieden werden, in denen weniger als die Hälfte weggeschnitten wurde (vgl. S. 93). Letztere führen nie zu einer starken Krümmung, offenbar weil das stehenbleibende Stück ein Gegengewicht bildet; da es aber auf das Verhältnis der Drehmomente ankommt, so macht es einen Unterschied, ob ein oberes oder ein unteres Stück erhalten bleibt. Ein oberes macht nicht viel aus, die Krümmung kann trotzdem noch deutlich werden; bleibt aber das untere, so wirkt dieses stärker, weil der Winkelabstand des Schwerpunktes größer ist, und die Krümmung der Reaktionszone ist nur gering.

Bleibt nur ein Viertel der Spreite erhalten, so ergibt sich der entsprechende Unterschied. Wieder kommt es auf den Abstand des Schwerpunktes von der ursprünglichen Mediane an. Dieser ist größer, wenn das untere Viertel des Blattes erhalten bleibt als bei Erhaltung des oberen. Im ersteren Falle muß auch die Bewegung stärker sein als bei Halbierung des Blattes, im letzteren kleiner, wie das tatsächlich gefunden wurde! (S. 93.)

Wesentlich ist auch das teleologische Moment. Verletzte oder irgendwie zufällig schiefe Blätter hingen mit einer Spreitenseite herunter, wenn nicht durch Schwerpunktsverschiebung für Einstellung in eine Gleichgewichtslage gesorgt würde. Sie könnten deshalb auch nicht in die richtige Lichtlage einrücken. Die Ausbalancierung wird auch bei anderen, auf die Fläche wirkenden Kräften als der Gravitation von Wert sein, etwa bei Wind, Regen, Hagel. Man hat dabei nicht nur an die nach Abschneiden einer Blatthälfte u. ä. sofort eintretende Senkung zu denken; vielmehr wird durch Dehnung der Zellwände an der nachgiebigen Stelle der Ausschlag immer größer, weil eben der Stiel das Blatt nur im ausbalancierten Zustand zu tragen vermag.

Die in mechanischer Hinsicht labile Lage der meisten Blätter ist ein Umstand, der dabei mitwirkt, aber noch nicht näher untersucht ist. Ein belastetes, elastisches Gebilde muß von der Befestigungsstelle

aus in sich nach oben gebogen sein, wenn es nicht mit der Spitze abwärts hängen soll. Vertraut ist diese Erscheinung jedem, z. B. bei den Ästen der Fichte (Zweige 1. Ordnung im Gegensatz zu denen 2. oder 3. Ordnung), der Buche, den Zweigen des wilden Weines (Parthenocissus quinquefolia). Deutlich ist sie auch an den großen gefiederten Blättern mancher Farne, von Fraxinus, Ailanthus, Robinia u. a.

Besonders an den jungen Trieben des wilden Weines und Blättern von Ailanthus kann man sich leicht davon überzeugen, wie labil das Gleichgewicht ist. Man versuche einen plagiotropen Sproß oder ein solches Blatt mit den Fingern am Grunde so zu halten, daß das Objekt die normale Lage hat. Man wird sich überzeugen, wie groß die Hebelwirkung ist und wie leicht das Objekt umkippt. Doch reicht die Torsionselastizität der Achse resp. des Stieles und der Spindel gewöhnlich aus, das Objekt trotz allem Schwanken im Wind immer wieder in die richtige Lage zu bringen. Ein Übergewicht der einen Seite aber bedingt Umfallen in dieser Richtung, dauernd einseitige Belastung und damit Überdehnung der bei kurzer Inanspruchnahme elastischen Gewebe.

Die volle Bedeutung dieses Zusammenhanges wird erst dann klar, wenn man nicht nur an die Folgen einseitiger Verwundung denkt, sondern auch daran, daß während der normalen Entwicklung unser Gleichgewichtsreiz dauernd regulierend mitwirkt, was in teratologischen Fällen grob, aber auch sonst immer in die Erscheinung tritt. Bei Beobachtung in der Natur häufen sich einschlägige Fälle.

c) Die einheitliche Erklärung scheinbar verschiedenartiger Reaktionsweisen ist ein weiteres Argument für die Bedeutung der Gleichgewichtslage. Die Reaktionen mehr oder weniger verletzter ungeteilter und die einiger Blättchen beraubter geteilter Blätter von recht verschiedenartiger und bisher nicht verglichener Erscheinungsform werden ebenso verständlich wie die Lage der Teile bei unsymmetrischen oder mannigfach unnormal ausgebildeten Blättern und gewisse Bewegungen und Stellungen von Blättern an plagiotropen Zweigen.

Eine andere Frage ist es natürlich, ob die in ihrem Endzweck begreiflichen Gleichgewichtsstellungen plagiotroper Gebilde auch kausal auf unsere Weise erklärbar sind, d. h. ob die durch ungleiche Drehmomente bewirkten Torsionen den Reizanlaß für Verschiebungen abgeben, die einen Gewichtsausgleich schaffen. In vielen Fällen ist Härdtl und mir dieser Nachweis geglückt. Weitere Arbeit auf diesem Gebiet wird mit verfeinerten Methoden in Angriff genommen werden müssen.

X. Zusammenfassung.

Unter dem durch den Titel gekennzeichneten Begriff konnten verschiedene Erscheinungen eingereiht werden, nämlich seitliche Verschiebung der Spreite nach Halbierung, Stellungsänderungen von Blättchen zusammengesetzter Blätter nach Entfernung eines Teiles derselben, Biegung der Blattspindel gefiederter Blätter, denen die Blättchen einer Seite genommen wurden u. a.

Als Ursache derartiger Erscheinungen wurden bisher Morphästhesie, Ernährungsstörungen und Wundreiz in Erwägung gezogen, welche alle nicht ausreichen, um den ganzen Erscheinungskomplex zu verstehen. Bessere Aussichten hat die Isoklinotropismustheorie von Härdtl. Nach dieser Vorstellung ist die Störung des Gleichgewichtes Anlaß der genannten Bewegungen. Diese Theorie wurde geprüft.

Die weite Verbreitung der Raektionsweise wurde bestätigt, neue Erscheinungsformen wurden aufgefunden. Auch an Sprossen können ähnliche Bewegungen vorkommen, ferner ohne Eingriff dort, wo die Spreite eine schiefe Gestalt besitzt.

Die experimentellen Befunde bei künstlicher Verschiebung oder Wiederherstellung des Gleichgewichtes sowie bei wechselnder Operationsweise lassen sich im Sinne einer Gleichgewichtsreaktion deuten.

Bei Besprechung der Erscheinungen, welche mit Gleichgewichtsbewegungen verwechselt werden könnten und des Für und Wider zeigt sich, daß zwar eine Eigenrichtung als nicht zerlegbarer Faktor übrig bleibt, daß aber für die Veränderung der Richtung nach verschiedenen Eingriffen die Reaktion auf Gleichgewichtsstörung maßgebend ist. Da ferner die Stellung der Teile in der Natur, ohne Eingriffe, dem Prinzip des Gleichgewichtes weitgehend genügt, so muß gefolgert werden, daß es während der Entwicklung dauernd wirksam ist und die Stellung der Organe mitbestimmt.

Pflanzenphysiologisches Institut
der Deutschen Universität, Prag II, Viničná 3a.

Liste der Pflanzen, an denen bisher Gleichgewichtsbewegungen beobachtet worden sind.

G = Goebel, H = Härdtl, N = Němec, P = Pringsheim,
Spr = Reaktionen an Sproßachsen.

P. Abutilon Thompsoni
H, N. Acer Negundo
H, P. Acer platanoides
H, P. Acer Pseudoplatanus
P. Aegopodium podagraria
H, P. Aesculus Hippocastanum
N. Ailanthus glandulosa
P. Alsophila australis
P. Amicia zygomeris
H, P. Aralia Baueri
P. Begonia maculata
H. Brachyglottis spec.
G. Cassia glauca
H. Catalpa syringifolia
H, P. Cecropia palmata
H. Celtis australis Spr.
H. Costus Tappenbeckianus
H, P. Clerodendron fragrans
N. Cytisus Adami
H, P. Dahlia variabilis
P. Dictamnus fraxinella
P. Dielytra spectabilis
H. Diospyros lotus Spr.
P. Eucalyptus globulus Spr.
P. Fraxinus excelsior
H. Ficus carica
P. Gleditschia triacanthos
N. Glycyrrhiza glabra
P. Gymnocladus dioica C. Koch (= G. canadensis Lam.)
H. Hedera helix
H. Hydrangea cordata
H. Hibiscus manihot
P. Juglans regia
H. Kitaibelia vitifolia
N. Laburnum alpinum
P. Laburnum vulgare
G. Leucaena glauca
P. Ligustrum vulgare Spr.
P. Lupinus perennis
H. Mahonia Aquifolia
G. Mimosa pudica
G. Mimosa Spegazzinii
P. Oxalis stricta
H. P. Phaseolus coccineus
N. Phellodendron amurence
P. Phellodendron japonicum
P. Philadelphus spec.
P. Pirus malus
P. Polygonatum officinale Spr.
P. Pteridium aquilinum
N. Pterocarya fraxinifolia
N. Ptelea mollis
H. Quinaria Veitchii
H. Ricinus communis
P. Robinia hispida
G, P. Robinia pseudacacia
G. Robinia viscosa
P. Rosa spec.
P. Rudbeckia laciniata
P. Sambucus nigra
H, P. Senecio platanifolius
P. Sorbus aucuparia
P. Sparmannia africana
P. Symphoricarpus racemosa Spr.
P. Tilia platyphyllos
P. Vitis vinifera
N. Xanthoxylon fraxineum

Schriftenverzeichnis.

Ball, N. G. 1923. Phototropic movements of leaves. Scient. Proceed. Roy. Dubl. Soc., N. S. **17**, 281 (Ref. H. Kniep, Bot. Ztbl. **146**, 136, 1924/25).

Boshart, K. 1911. Beiträge zur Kenntnis der Blattasymmetrie und Exotrophie. Flora N. F. **3**, 91.

Fermond, Ch. 1864. Études comparées des Feuilles. Paris.

Ficker J. 1911. Studien über die Dauer des Orientierungsvermögens der Laubblätter. Diss. Leipzig.

Gentner, G. 1909. Untersuchungen über Anisophyllie und Blattasymmetrie. Flora **99**, 289.

Goebel, K. 1916. Das Rumphius-Phänomen. Biolog. Ztbl. **36**, 49.

Goebel, K. 1927. Organographie der Pflanzen, 3. Aufl. I, Jena.

Härdtl, H. 1927. Licht und Schwerkraft in ihrer Wirkung auf die Stellung des Laubblattes. Beitr. Biol. d. Pfl. **15**, 275.

Heidmann, A. 1913. Über Richtungsbewegungen, hervorgerufen durch Verletzung und Assimilationshemmung. Sitz.Ber. Ak. Wien, Math.-nat. Kl. I **122**, 1228.

Karzel, R. 1924. Untersuchungen über die Regeneration von Sproßspitzen. Jahrb. wiss. Bot. **63**, 111.

Němec, B. 1902. Uber die Folgen einer Symmetriestörung bei zusammengesetzten Blättern. Bull. Ac. de Bohême **7**, 1.

Noll, F. 1900. Über die Körperform als Ursache von formativen und Orientierungsreizen. Sitz.Ber. niederrhein. Ges. Nat. u. Heilk. Bonn.

Pringsheim, E. G. 1914. Die mechanischen Eigenschaften jugendlicher Pflanzenstengel. Biolog. Ztbl. **34**, 477.

Pringsheim, E. G. 1931. Pflanzenphysiologische Übungen. Leipzig.

Raydt, G. 1925. Über die Bewegungen euphotometrischer Blätter. Jahrb. wiss. Bot. **64**. 731.

Sierp, H. 1915. Die Internodientorsionen der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung. Jahrb. wiss. Bot. **55**, 343.

Sierp, H. 1917. Die Orientierung der Blätter zum Licht bei Pflanzen mit gekreuzter Blattstellung. Naturwiss. **5**, 129.

Stark, P. 1917. Beiträge zur Kenntnis des Traumatotropismus. Jahrb. wiss. Bot. **57**, 461.

De Vries, H. 1901/03. Die Mutationstheorie. I. u. II. Leipzig.

Über die Funktion der Ligula von Isoëtes lacustre L.

Von Dr. **Hanna Liebig.**

Mit 4 Abbildungen im Text.

Im Anschluß an meine Arbeit „Ergänzungen zur Entwicklungsgeschichte von Isoëtes lacustre L." (Flora **125**, 321—358) und den Abschnitt über die Ligula möchte ich berichten, welche Versuche zur Ermittlung der Funktion der Ligula von Isoëtes gemacht und inzwischen abgeschlossen wurden.

Der anatomische Bau der Ligula und des sie umgebenden Blattgewebes läßt darauf schließen, daß die Pflanze an dieser Stelle Stoffe mit dem Wasser, in dem sie wächst, austauscht. Es ist schwer zu sagen, ob nur Aufnahme oder nur Abgabe von Flüssigkeiten vorliegt, jedoch läßt sich feststellen, welche Funktion im Vordergrund steht. Dazu habe ich verschiedene Versuche gemacht. Die von Seyd konnte ich nur in sehr veränderter Form auf Isoëtes anwenden, weil diese Pflanze ganz untergetaucht lebt und weil außerdem ihre Ligula nicht so offen daliegt wie die von Selaginella.

Ich habe in der Hauptsache mit wässriger Eosinlösung (4‰) an lebenden Pflanzen gearbeitet und stellte fest, daß Eosin mit dem Wasser durch die Ligula deutlich in die Gewebe eindringt. Ein solches Blatt gibt Fig. 2 wieder. Die Pflanze hatte 4 Tage lang mit den Blättern in Eosinlösung gehangen. Die Wurzeln waren zusammengebunden und daran die Pflanze aufgehängt, wie Fig. 1 veranschaulicht.

Über die Eosinlösung (punktiert) schichtete ich Paraffinöl, damit nicht, wie in früheren Versuchen, trotz des Verklebens von Stamm und Wurzeln mit Paraffin, die Lösung an ihnen hinaufstiege. Bei meinem Versuch benetzte zwar das Paraffinöl die Wurzeln, aber nicht die Eosinlösung. Das Paraffinöl blieb farblos, nahm das Eosin auch nicht aus der wässrigen Lösung auf. Nach 4 Tagen holte ich die Pflanze heraus, präparierte die Blätter mit dem Stammteil, dem sie aufsaßen, ab, machte Längsschnitte und sah sie in Paraffinöl unter dem Mikroskop an. Auch hier wurde Paraffinöl benutzt, weil die Objekte das aufgenommene Eosin an wässrige Medien sofort wieder abgaben. Auffallend rot gefärbt erschienen nur die Leitungsbahnen im Stamm, das Gewebe der Ligulen und die Blattnerven (punktierter Bezirk) Fig. 2.

Um etwaige Eosinwasserabscheidung in Tropfenform wahrzunehmen, habe ich einjährige Sporophyten in nassen Sand gepflanzt und versucht, sie in wasserdampfgesättigtem Raum zu halten. Fig. 3 zeigt solch eine Pflanze in einem Becken mit Sand (punktiert), der mit Eosinlösung getränkt war. Das Gefäß stand in einem Teller mit Wasser, in das der Rand einer Glasglocke eintauchte, die das Ganze bedeckte. Bei einem Parallelversuch war die Eosinlösung durch Wasser ersetzt. Aber die Pflanzen welkten sowohl über dem mit Wasser als auch über dem mit Eosinlösung getränkten Sand. Die Versuche wurden im Sommer gemacht. Vielleicht litten die Pflanzen Schaden durch die Temperatur der Luft, welche die des Wassers der Kulturbecken, aus dem sie kamen, übertraf.

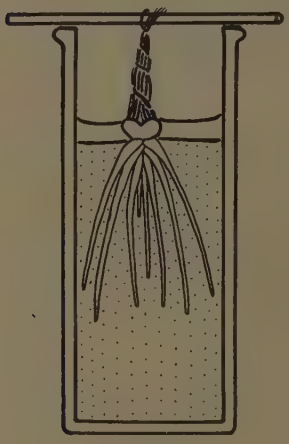

Fig. 1.

Es erschien daher erwünscht, die Pflanzen ganz in Flüssigkeit zu halten. Dazu wurde die in Fig. 4 abgebildete Versuchsanordnung gewählt, nachdem einige andere sich als unzulänglich erwiesen hatten, weil die Kakaobutterschicht unter der Wassersäule, die sie zu tragen hatte, zerbrach. Im Falle der kommunizierenden Röhren hatte die Schicht weiter nichts auszuhalten als den eigenen Auftrieb, da ja Kakaobutter wesentlich leichter ist als Wasser. Sechs Parallelversuche wurden gemacht. Die Flüssigkeiten Wasser (oben) und Eosinlösung (unten, punktiert) waren durch eine etwa 3 mm dicke Schicht von Kakaobutter getrennt, in die der Stamm unbeschädigter Pflanzen so eingeschlossen war, daß die Wurzeln in der Eosinlösung, die Blätter samt den Blattbasen und Ligulen in der Wasserregion sich befanden. In vier Fällen schloß die Kakaobutter nicht vollkommen dicht am Glasrande ab, in zweien aber konnte nach einer Versuchsdauer von gut einer Woche festgestellt werden, daß kein Eosin in das klare Wasser hinein abgeschieden worden war, weder in der Gegend der Ligulen noch sonst von den Blättern, obwohl sämtliche

Fig. 2. Medianer Blattlängsschnitt.

Leitungsbahnen im Stamm und in den Blättern bei der anatomischen Untersuchung der Versuchspflanzen sich als rot gefärbt erwiesen.

Die Pflanzen wurden danach wieder in gewöhnliche Verhältnisse gebracht, gingen aber sämtlich nach kurzer Zeit infolge der Eosinwirkung ein.

Nachdem die oben erwähnten Vorversuche ergeben hatten, daß das Gewebe der Ligula Eosinlösung in das Blatt eintreten läßt, daß es also permeabel ist für diese Flüssigkeit, kann nach dem negativen Ergebnis des eben beschriebenen Versuchs vielleicht noch nicht behauptet werden, daß die Ligula überhaupt nicht abscheidet, aber doch, daß sie in der Pflanze enthaltene Flüssigkeiten nicht in größeren Mengen absondert.

Um die Giftwirkung des Eosins auszuschalten, ging ich nun zu anderen Versuchen über. Bei der Aufzucht von Pflanzen in Knopscher Nährlösung zur Demonstration der Wurzelhaare hatte sich herausgestellt, daß Isoëtes sich recht gut in bestimmten Konzentrationen halten läßt. Wenn nun die Wurzeln entfernt und die Stämme mit Kakaobutter überzogen wurden, so daß auf diesem Wege Nährlösung nicht in die Pflanze eindringen konnte, dann blieb ihr nur noch die eine Möglichkeit, sie durch die Blätter aufzunehmen. Da die Blätter aber mit — wenn auch nur sehr dünner — Cuticula versehen sind, die Ligulen jedoch mit wurzelhaarartigen Zellen ohne Cuticula in die Nährlösung hineinragen, so müßten, wenn der Versuch überhaupt gelingen würde, wohl die Ligulen als Hauptaufnahmeorgan in diesem Fall funktioniert haben.

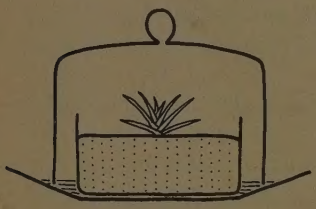

Fig. 3.

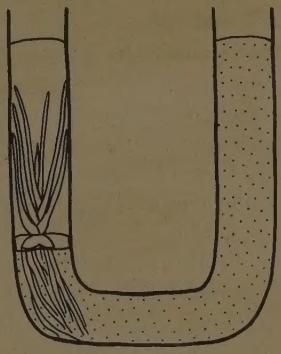

Fig. 4.

Ich benutzte dieselben Konzentrationen von Knopscher Nährlösung, wie sie in dem Abschnitt über die Wurzelhaare in der eingangs erwähnten Arbeit beschrieben wurden, mit demselben Erfolg.

I. 160 ccm aqua dest. + 40 ccm Knopsche Lösung,
II. 165 „ „ „ + 35 „ „ „ „
III. 175 „ „ „ + 25 „ „ „ „
VI. 180 „ „ „ + 20 „ „ „ „
V. 185 „ „ „ + 15 „ „ „ „

Die Pflanzen in den Nährlösungen I—IV blieben 11 Monate in tadellosem Zustand. In jedem Monat wurden sie einmal von Algen und Bakterien befreit; die Wurzeln, die sich gebildet hatten, entfernt und die Stämme nach vorgenommener Reinigung neu mit Kakaobutter überzogen.

Man darf wohl nach elfmonatiger Versuchsdauer und dem Erfolg, daß die Pflanzen — besonders die in den Nährlösungen I, II, III — sich in sehr gutem Zustand befanden: sie warfen die alten Blätter ab, bildeten neue Blätter und wiederholt Wurzeln, schließen, daß sie nicht auf die Wurzeln als Organe zum Aufnehmen der Nährstoffe angewiesen waren, auch nicht durch den Stamm, der mit Kakaobutter verklebt war, Flüssigkeit aufnahmen. So blieben als Aufnahmeorgane nur die mit Cuticula versehenen Blätter und die Ligulen, deren Randzellen gleich Wurzelhaaren in die Flüssigkeit ragten und deren anatomischer Bau ganz dafür eingerichtet ist, dem Stofftransport zu dienen. Die Ligula kommt nach ihrer Beschaffenheit also bedeutend mehr für die Aufnahme in Frage als die Epidermis.

Um mich zu überzeugen, ob die Pflanze sich nicht doch ausschließlich auf die Stoffaufnahme durch die Epidermis der Blätter beschränken kann, habe ich Gegenversuche unternommen mit derselben Anordnung wie bei den zuletzt beschriebenen, jedoch überzog ich jetzt die Stämme bis über die Ligula hinaus mit Kakaobutter. Nach 2 Monaten zeigten die Blätter an der Basis Absterbeerscheinungen, sie wurden braun; die Pflanzen begannen zu faulen. Nach $2\,^1/_2$ Monaten war die Pflanze in Nährlösung I eingegangen; nach 4 Monaten waren auch die übrigen abgestorben.

Aus diesen beiden letzten Experimenten geht hervor, daß die Pflanze die Ligula notwendig zum Leben gebraucht, notwendiger als die Wurzeln, und daß die Ligula von Isoëtes, wenn vielleicht nicht ausschließlich, so doch in der Hauptsache Aufnahmeorgan ist.

Literatur.

Seyd, W. Zur Biologie von Selaginella. Inauguraldissertation. Jena 1910.
Ein ausführliches Verzeichnis über die Literatur von Isoëtes befindet sich Flora **125**, 353—357.

Druck von Anton Kämpfe in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben

Von

Dr. Henrik Lundegårdh
Professor in Stockholm

Zweite, verbesserte Auflage

Mit 129 Abbildungen im Text und 2 farbigen Karten

X, 480 S. gr. 8° 1930 Rmk 25.—, geb. 27.—

Inhalt: 1. Einleitung und Historisches. / 2. Der Lichtfaktor. / 3. Der Temperaturfaktor. / 4. Der Wasserfaktor. / 5. Der Boden, seine Bildung und allgemeinen ökologischen Eigenschaften. / 6. Die physikalische Beschaffenheit und die Durchlüftung des Bodens. 7. Die chemischen Bodenfaktoren / 8. Die Mikroorganismen des Bodens. / 9. Der Kohlensäurefaktor. / 10. Die leitenden Prinzipien der experimentell-ökologischen Forschung. — Karte 1: Verteilung der mittleren jährlichen Niederschlagsmenge über der Erde. Karte 2: Verbreitung der wichtigsten Formationstypen der Erde. — Autoren- und Sachregister. Verzeichnis der Pflanzennamen.

Prakt. Blätter der Bayer. Landesanstalt für Pflanzenbau. III, 11: Hier liegen grundlegende Forschungsergebnisse vor, die Probleme der Ökologie und der kausalen Pflanzengeographie zum Gegenstand haben und auf dem einzig zuverlässigen Wege des Experimentes, worin der Verfasser Meister ist, gewonnen worden sind. Ch.

Zeitschrift für Pflanzenernährung und Düngung. Bd. 8: . . . Auch wenn man in einigen Punkten anderer Meinung wie der Verfasser sein kann, so tut das dem Wert des Buches keinen Abbruch, dessen Lektüre dem Leser ohne Frage viele Anregungen und Belehrungen für seine Arbeiten gibt. . . . Lobend erwähnt werden muß die gute Ausstattung des Buches.
O. Lemmermann, Berlin-Dahlem.

Zeitschrift für Botanik. Bd. 18, Heft 6: . . . Man darf anerkennen, daß die Vielseitigkeit des Verfassers hier ein sehr erfreuliches Werk geschaffen hat, das eine empfindliche Lücke ausfüllt. . . . Walter Zimmermann.

Jahrb. der angew. Naturwissenschaften. Jahrg. 33 (1927): Der berühmte schwedische Pflanzenphysiologe schenkt uns mit diesem Buch eine musterhafte Leistung wissenschaftlicher Kleinarbeit. . . . August Schlatterer.

Der deutsche Forstwirt. 4. Dezember 1926: . . . das wichtigste Werk, das dem Forstmann seit langem von den Grundwissenschaften seiner Kunst geschenkt wurde.
Prof. Wolff, Eberswalde.

Von demselben Verfasser erschien früher:

Grundzüge einer chemisch-physikalischen Theorie des Lebens. V, 63 S. gr. 8° 1914 Rmk 2.—

Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Ein Beitrag zur Pflanzenökologie und zur landwirtschaftlichen Düngungslehre. Mit 47 Abbild. im Text. VII, 308 S. gr. 8° 1924 Rmk 8.—

Die quantitative Spektralanalyse der Elemente und ihre Anwendung auf biologische agrikulturchemische und mineralogische Aufgaben. Mit 43 Abbild. im Text und 13 Tafeln. VI, 152 S. gr. 8° 1929 Rmk 18.—, geb. 20.—

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Documenta microbiologica

Mikrophotographischer Atlas der Bakterien, der Pilze und der Protozoen

Von

Dr. Juljan Nowak

Professor an der Jagellonischen Universität Krakau

Zwei Teile

I. Teil: **Bakterien.** 664 Abbildungen auf 76 Tafeln in Bromsilberphotographie und 77 Blatt Tafelerklärungen. Format: 26,5×19 cm 1927 Rmk 76.—, geb. 78.—

II. Teil: **Pilze und Protozoen.** 771 Abbildungen auf 70 Tafeln in Bromsilberphotographie und 72 Blatt Tafelerklärungen. Format: 26,5×19 cm 1930 Rmk 74.—, geb. 76.—

Dieser mikrophotographische Atlas umfaßt alle pathogenen Mikroorganismen, also sowohl Bakterien als auch Pilze und Protozoen. Die Bakterien sind erschöpfend dargestellt, in geringem Außmaße auch ihre nächsten Verwandten, die Blaualgen. Von den Pilzen sind außer den beim Menschen und bei Tieren krankheitserregenden Arten auch solche, die auf Pflanzen parasitieren, und daneben auch manche nichtpathogenen berücksichtigt und ihre Morphologie im Bilde wiedergegeben worden, um die Grundformen zu zeigen. Von den Protozoen wurden in erster Linie die für Menschen und Säugetiere pathogenen Arten dargestellt. Auch die jetzt so viel Interesse erweckenden filtrierbaren Mikroorganismen und die Zelleneinschlüsse haben in ihren wichtigsten Vertretern Aufnahme gefunden.

Die Mikrophotographie hat vor der unmittelbaren Beobachtung mittels Mikroskop große Vorteile. Die photographische Platte ist fähig, durch Auffangen der violetten Lichtstrahlen mehr Einzelheiten zu zeigen, als das menschliche Auge im Mikroskop zu sehen imstande ist. Hinzu kommt, daß der Verfasser aus einer sehr großen Zahl von Aufnahmen nur die allerbesten für den Atlas ausgewählt hat. Für die Wiedergabe seiner ausgezeichneten Originale wurde nach vielen Versuchen die Rotationsphotographie gewählt, die auf rein photographischem Wege ein absolut getreues Bild liefert.

Die Vergrößerung wurde, natürlich je nach dem darzustellenden Objekt, möglichst stark gewählt. Die meist verwendete Vergrößerung ist 2000mal, gelegentlich wird auch die stärkste, nämlich 4000mal, verwendet. — Nur wenige Abbildungen sind nach fertigen Präparaten hergestellt worden; die meisten sind erst aus Material und Kulturen bereitet worden. Sehr oft mußte auch zum Tierversuch gegriffen werden. Manches dargestellte Material ist von besonderem Wert, z. B. die Tafeln über Fleckfieber. Prof. Weigl aus Lemberg, der die Präparate zur Verfügung gestellt hat, ist selbst infiziert worden und hat in persönlicher Aufopferung seine eigene Krankheit als Experiment verwertet.

Ausführlicher Prospekt und Probetafel kostenfrei!

Diesem Heft ist ein Prospekt beigefügt vom **Verlag Gustav Fischer in Jena,** betr.: **„Neue botanische Veröffentlichungen".**